

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES POECILIIDAE

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE LYON

et soutenue publiquement le 30 Juin 1966

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

PAR

Françoise BLANC, née POMMIER

Née le 13 Juillet 1939, à DIJON (21)



LYON

Imprimerie BOSC Frères
42, quai Gailleton, 42

—
1966

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES POECILIIDAE



Digitized by the Internet Archive
in 2026

CONTRIBUTION A L'ETUDE DES POECILIIDAE

THÈSE

PRÉSENTÉE

A LA FACULTÉ DE MÉDECINE ET DE PHARMACIE DE LYON

et soutenue publiquement le 30 Juin 1966

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

PAR

Françoise BLANC, née POMMIER

Née le 13 Juillet 1939, à DIJON (21)



LYON

Imprimerie BOSC Frères
42, quai Gailleton, 42

—
1966

PERSONNEL ENSEIGNANT DE L'ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE LYON

Directeur	M. FLORIO
Directeur honoraire	M. JUNG
Directeur honoraire	M. TAPERNOUX

PROFESSEURS

15 chaires

Pharmacie et Toxicologie	MM. TAPERNOUX
Anatomie descriptive, Extérieur, Anatomie appliquée	BARONE
Physiologie, Thérapeutique, Pharmacodynamie	BOST
Histologie, Embryologie, Anatomie pathologique	LUCAM
Hygiène et industrie des aliments d'origine animale	FLACHAT
Zoologie appliquée, Parasitologie externe, Parasitologie interne ..	EUZEBY
Pathologie médicale des équidés et des carnivores. Législation vétérinaire	FLORIO
Pathologie médicale du bétail et des animaux de basse-cour	COTTEREAU
Technique chirurgicale, Pathologie chirurgicale	COLLET
Obstétrique, Pathologie de la Reproduction	BERTRAND
Pathologie générale, Microbiologie, Immunologie	OUDAR
Ethnologie, Hygiène, Zootechnie, Economie rurale	FROGET
Botanique appliquée, Agronomie, Alimentation	JEAN-BLAIN
Physique et Chimie biologiques et médicales	MAGAT
Maladies contagieuses, Zoonoses, Législation sanitaire	JOUBERT

MAITRES DE CONFERENCES

MM. BUSSIERAS, FERNEY, OUDAR, RUCKEBUSCH

CHEF DE TRAVAUX AGREGÉ

M. VAN HAVERBEKE

CHEFS DE TRAVAUX

MM. CHANTEGRELET, DESCHANEL, JEAN-BLAIN Claude, LAPRAS,
LE NIHOUANNEN, PROY

MAÎTRE-ASSISTANT

M. DELATOUR

ASSISTANTS

MM. BOUCHET, CAILLÈRE ; M^{lle} DUFOUR

EXAMINATEURS DE LA THÈSE

Président : Monsieur le Professeur COUDERT, de la Faculté de Médecine

Premier Assesseur : Monsieur le Professeur FROGET, de l'Ecole Vétérinaire

Deuxième Assesseur : Monsieur le Professeur EUZEBY, de l'Ecole Vétérinaire

La Faculté de Médecine et l'Ecole Nationale Vétérinaire déclarent que les opinions émises dans les dissertations qui leur sont présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs et qu'elles n'entendent leur donner ni approbation, ni improbation.

A MES PARENTS

En témoignage de ma profonde
affection.

A MON MARI

A MON BEAU-PERE

A TOUTE MA FAMILLE ET BELLE-FAMILLE

A MES AMIS

A MONSIEUR LE PROFESSEUR JEAN COUDERT

De la Faculté Mixte de Médecine et de Pharmacie de Lyon

Qui a bien voulu nous faire l'honneur de présider notre jury de thèse.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR FROGET

De l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon

En remerciement de l'accueil qu'il
nous a réservé et pour les moyens
matériels, bibliographiques et scienti-
fiques qu'il nous a accordés.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR EUZEBY

De l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon

Cet aspect décoratif de la zoologie,
respectueusement.

A MONSIEUR LE DOCTEUR LOUIS MONAVON

AUX MEMBRES DU LABORATOIRE D'HISTOLOGIE
DE L'ECOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE LYON

Grâce à la science et à l'amabilité
desquels les examens microscopiques
de ce travail ont pu être effectués.

INTRODUCTION

La famille des Poeciliidae constitue, dans le monde animal, un groupe zoologique tout à fait original par de nombreux côtés. La reproduction par viviparité vraie, intéressante en elle-même, permet à ces poissons de se multiplier à un rythme si rapide qu'on leur donne communément le nom de « poissons-millions ». Comme ils supportent, sans perdre leur ardeur génésique, des conditions artificielles facilement réalisables, ils représentent un matériel de laboratoire très intéressant.

La première description d'un poeciliadé fut l'œuvre de Schneider, en 1801 ; cet auteur, ayant remarqué son mode de reproduction, le baptisa *Poecilia vivipara*. Pendant le XIX^e siècle, la plupart des genres furent successivement décrits : *Mollienisia* (Le Sueur, 1821), *Xiphophorus* (Hekkel, 1848), *Gambusia* (Poey, 1855), *Lebistes* (Filippi, 1861), *Platypoecilus* (Günther, 1866). Trois importantes revues systématiques furent faites par Regan (1913), puis par Kulkarni (1940) et enfin par Rosen et Gordon (1953).

Toutes les espèces furent importées en France au début du XX^e siècle ; jusqu'à la fin de la guerre de 1939-1945, leur élevage en aquarium n'intéressa que des chercheurs et de rares amateurs. Depuis une quinzaine d'années, les poissons-millions ont amplement justifié leur nom et il n'est guère de famille qui n'ait tôt ou tard sacrifié à la mode de l'aquarium d'ornement.

L'élaboration de notre thèse nous a amenée à apprécier l'importance scientifique des cyprinodontes vivipares et des poissons d'aquarium en général ; elle nous a aussi amenée à regretter que les vétérinaires, dont le rôle, surtout en milieu urbain, est de soigner les animaux de compagnie, ne s'intéressent aucunement aux poissons d'aquariums.

C'est pourquoi, conciliant ces deux pôles d'attraction de notre étude, nous avons choisi le plan suivant : après une étude de la systématique et de la morphologie externe des poeciliidés, nous rassemblerons, dans un chapitre de biologie générale, les conditions de vie en milieu naturel (écologie, nutrition, croissance et prolificité) et en milieu artificiel. Nous réserverons un chapitre à l'étude de la reproduction, à celle de l'endocrinologie, puis à celle de la génétique, ces trois domaines ayant fait l'objet des travaux les plus nombreux et les plus importants.

PREMIERE PARTIE

ZOOLOGIE

A. — Systématique

Les Poeciliadeae, ou Poeciliadae, ou Poeciliidés, sont des poissons de la classe des Ostéichthyes, sous-classe des Actinopterygii, super-ordre des Teleostei, ordre des Cyprinodontiformes (Grasse, 1957). Rappelons rapidement les caractères généraux de chacune de ces subdivisions zoologiques :

Classe des Osteichthyes ou Osteichthyens

Gnathostomes aquatiques dont

- l'endosquelette est plus ou moins ossifié et recouvert d'ossifications dermiques ;
- les rayons des nageoires consistent en lépidotriches segmentés ;
- les écailles sont formées essentiellement d'une lame de tissu osseux plus ou moins épais.

Sous-classe des Actinopterygii ou Actinopterygiens

- les nageoires paires ne sont ni des archipterygies ni des brachioptérygies.

Super-ordre des Telostei ou Teleosteens

- squelette généralement en totalité ossifié.

Ordre des Cyprinodontiformes

- leurs caractères sont les suivants :

- écailles cycloïdes (rarement cténoïdes), recouvrant tout le corps ainsi que la tête ;
- bouche généralement petite, protractile, s'ouvrant à l'extérieur d'un museau aplati, bord de la mâchoire supérieure formé seulement par le prémaxillaire ;
- dents maxillaires, vomérienne et pharyngiennes ;
- pas de dents palatines ;
- palatin soudé à l'ectoptérygoïde ;
- pas de métaptérygoïde ;
- crâne latéropariétal ou apariétal ;
- appareil operculaire complet ;
- membranes branchiosteges unies l'une à l'autre et indépendantes de l'isthme de la gorge. Ceinture scapulaire rattachée au crâne et au post-temporal ;
- pas de mésocoracoïde ;
- généralement un métacleithrum ;
- pectorales surélevées ;
- pelviennes abdominales (rarement thoracique) et à 6-7 rayons ;
- dorsale et anale opposées l'une à l'autre dans la moitié postérieure du corps ;
- caudale arrondie ou échancrée ;
- pas de rayons épineux ;
- côtes insérées sur de fortes apophyses transverses (parapophyses) soudées aux centres vertébraux ;
- vessie gazeuse close ;
- 24-53 vertèbres.

Famille des Poeciliidae ou Poeciliadés

Absence de condyles exoccipitaux.

Existence chez les mâles d'un organe copulateur appelé gonopode. Cet organe est formé par l'allongement et la transformation, plus ou moins poussée, des rayons III, IV et V de la nageoire anale ; il lui correspond des ptérygophores robustes et des gonapophyses constituées par les hémacanthes des 2-3 premières vertèbres caudales.

Classification des genres

(Garman, 1895 ; Gunter, 1866 ; Hubbs, 1926-1950 ; Kulkarni, 1940 ; Regan, 1913 ; Rosen and Gordon, 1953).

La famille des Poeciliidés est actuellement divisée en six sous-familles et huit tribus comprenant quarante-cinq genres. Parmi ceux-ci, nous ne mentionnerons que ceux qui ont été utilisés comme matériel de laboratoire, et qui sont communément élevés en aquarium. Ces divisions étant basées sur l'aspect du gonopode, il est nécessaire d'étudier cet organe avant d'en indiquer les variations génériques.

LE GONOPODE DES POECILIIDES.

Le gonopode est un organe érectile utilisé au moment du rapprochement sexuel pour déposer le sperme à l'entrée des voies génitales de la femelle. Il se forme, chez les Poeciliidés, aux dépens des rayons III, IV et V de la nageoire anale, qui sont allongés et ossifiés pour constituer une baguette rigide ; il est en relation avec une armature interne et des muscles lui assurant une grande mobilité. Le rayon IV, ou rayon médian du gonopode, est généralement bifurqué dans sa moitié distale ; les rayons III et V ne le sont que dans quelques espèces, ce qui porte au maximum à six le nombre de rayons du gonopode.

Les rayons, simples dans les formes primitives, se garnissent, dans les autres genres, de crochets et d'épines rigoureusement constants pour chaque espèce, et utilisés dans la systématique. Enfin, le rayon III de la nageoire anale (rayon I du gonopode) porte souvent, du côté ventral (ou antérieur ou inférieur), un prolongement membraneux qui forme un pseudo-prépuce.

Le schéma 1 représente un gonopode de *Xiphophorus helleri* var. *rubra* ; ce gonopode mesurant 10 mm de long et 2 mm de hauteur. Dans les schémas 2 à 8, seule l'extrémité distale du gonopode est représentée pour mettre en évidence les caractères morphologiques cités dans la classification.

VARIATIONS GENERIQUES DU GONOPODE.

A) NAGEOIRES PELVIENNES SEMBLABLES DANS LES DEUX SEXES.

...Sous-famille des *Gambusiinae*.

premier rayon du gonopode sans prolongement ni appendice.

— 1. — Le troisième rayon et la branche postérieure du deuxième rayon du gonopode finissent par une épine rétrograde.

Le premier rayon du gonopode présente des dents de scie au bord antérieur...

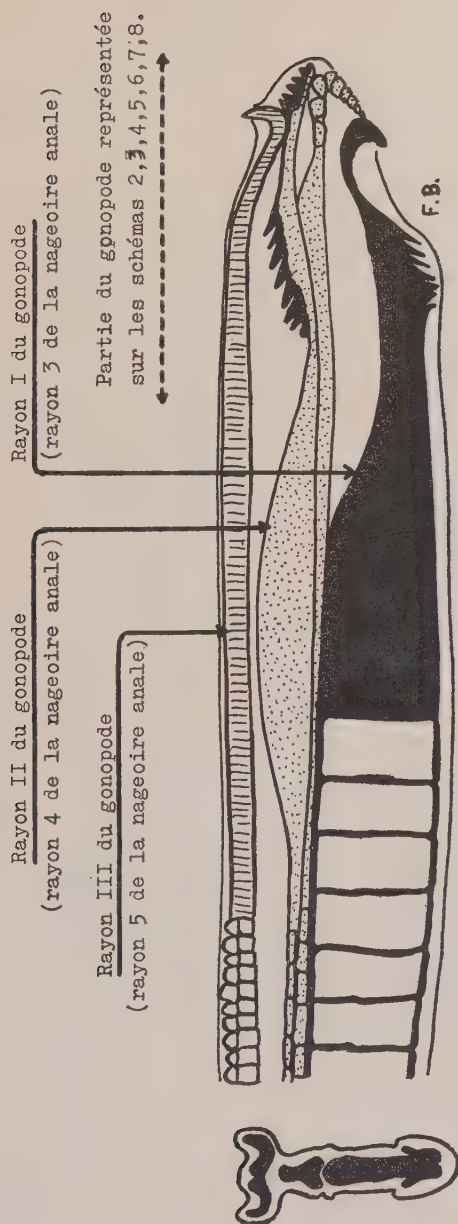
...Tribu des *Gambusiini*

genre *GAMBUSIA*

(Poey, 1855, Mem. Cub, I, p. 382).

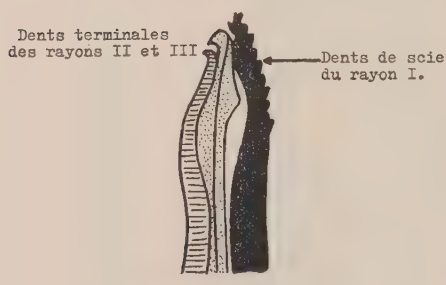
— 2. — Les deux premiers rayons du gonopode sont sans épine rétrograde.

Premier rayon non serratiforme...

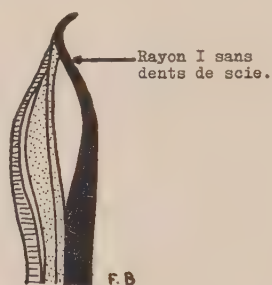


SCHEMA 1): Gonopode de *Xiphophorus helleri*.

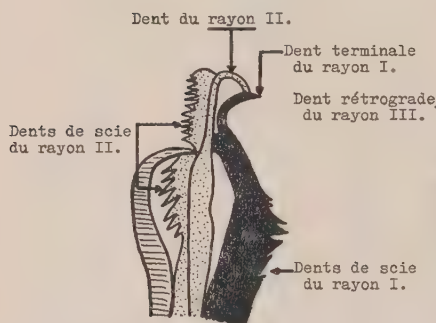
EXTREMITES DISTALES DE GONOPODES: Schémas montrant les caractéristiques utilisées dans la systématique.



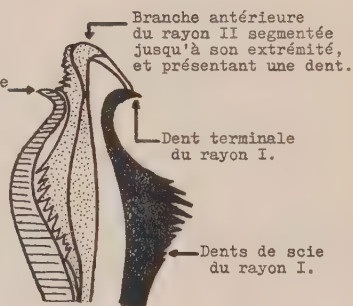
SCHEMA 2): Gambusia.



SCHEMA 3): Heterandria.



SCHEMA 4): Platypoecilus.



SCHEMA 5): Xiphophorus.

...Tribu des Héterandriini

genre HETERANDRIA

(Agass., 1853, Amer. Journ. Sci., XVI, p. 135).

B) NAGEOIRES PELVIENNES ÉLARGIES CHEZ LE MALE, avec le second rayon plus long...

...Sous-famille des *Poeciliinae*.

— 1. — Extrémité du gonopode non protégée...

premier rayon avec dent terminale et fortes dents de scie subterminales.

La branche antérieure du deuxième rayon présente une dent en avant, le troisième rayon loge son extrémité entre deux dents de scie de la branche postérieure du rayon II ;...

...Tribu des Xiphophorini.

- a) Troisième rayon sans dent.

Branche antérieure du deuxième rayon non segmentée distalement.

Caudale semblable dans les deux sexes.

PLATYPOECILIUS

(Gunther, 1866, Cat. Fishes Brit. Mus., p. 350).

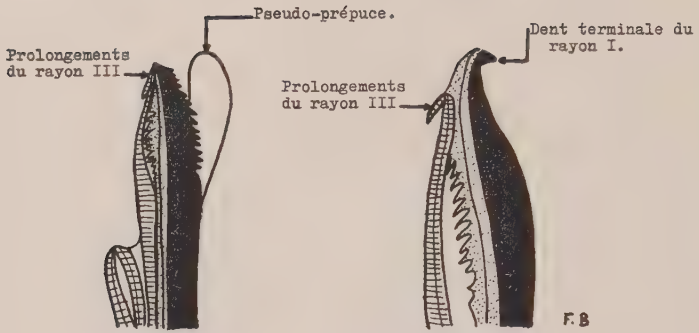
- b) Troisième rayon terminé par une dent rétrograde.

Branche antérieure du deuxième rayon segmentée d'un bout à l'autre.

Rayons inférieurs de la caudale du mâle allongés en un long appendice, l' « épée ».

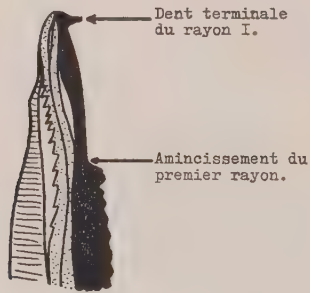
XIPHOPHORUS

(Heckel, 1848, Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, I, part. 3, p. 163, pl. 5).



SCHEMA 6: Lebistes.

SCHEMA 7: Mollienisia.



SCHEMA 8: Limia.

— 2. — L'extrémité du gonopode est protégée par un sac de peau fine qui, attaché seulement à la base du premier rayon, peut se replier facilement en avant : c'est le pseudo-prépuce...

...Tribu des Poeciliini.

- a) Premier rayon effilé régulièrement, avec des fortes dents de scie distalement.

L'extrémité du dernier rayon du gonopode présente deux prolongements dirigés à l'extérieur et vers la base de la nageoire.

* Premier rayon sans épine.

LEBISTES.

(Filippi, 1861, Arch. Zool. Anat. Fisiol., I, p. 69).

* Le premier rayon présente une petite épine dirigée vers l'avant, terminale ou subterminale.

MOLLIENISIA.

(Le Sueur, 1821, Journ. Acad. Philad., II, p. 3).

- b) Premier rayon s'amincissant brutalement à une certaine distance de la fin, non fortement denté, avec une petite dent dirigée vers l'avant, terminale ou subterminale.

Pas de prolongements sur le dernier rayon de gonopode.

LIMIA.

(Poey, 1855, Mem. Cub., I, p. 363).

B. — Morphologie

Les poeciliadés sont des poissons de petite taille : le plus petit, *Hétérandria formosa*, mesure 2 centimètres chez le mâle, et 3,5 centimètres chez la femelle ; le géant

du groupe, *Belonesox belizanus*, atteint 10 centimètres dans le sexe mâle et 20 centimètres dans le sexe femelle.

Ces mensurations, différentes dans les deux sexes, sont un des aspects du dimorphisme sexuel, qui est constant : les mâles sont toujours plus petits, mais compensent leur infériorité pondérale par des qualités décoratives souvent très supérieures ; dans l'espèce *Lebistes reticulatus*, la nature, la disposition et la taille des taches colorées est variable à l'infini ; les nageoires dorsale et anale présentent des formes si variées qu'il est rare de rencontrer, sauf en pratiquant une consanguinité stricte et prolongée, deux mâles à peu près semblables. Dans une autre espèce, *Xiphophorus helleri*, le mâle présente un appendice caudal long de deux ou trois centimètres, semblable à la tarière de certains insectes.

La forme générale du corps ne présente aucune originalité, sauf dans quelques espèces rares, et la différenciation des espèces n'est souvent possible que par des caractères anatomiques du gonopode, et surtout par la couleur. Nous donnons ici la description des variétés de quelques-unes des espèces les plus communes, mais il est bien évident que celles-ci ne sont que les exemples de variations infinies.

Gambusia affinis.

Il est le type même du poeciliidé ; la teinte générale est gris pâle, piquetée de noir au niveau des nageoires dorsale et caudale. Le dimorphisme sexuel ne porte que sur la taille (3 centimètres chez le mâle et 7 centimètres chez la femelle) et sur la présence d'un gonopode chez le mâle.

Heterandria formosa.

C'est la plus petite espèce du groupe : la longueur du mâle est de 2 centimètres, celle de la femelle de 3,5 centimètres.

La coloration est la même dans les deux sexes : le dos est brun, le ventre argenté et le flanc présente une bande longitudinale noire barrée de sept à neuf bandes verticales. La nageoire dorsale présente une tache noire surmontée d'une tache rouge ; la femelle possède une marque foncée sur la nageoire anale.

Platypoecilus maculatus.

De forme assez courte et massive, ce poisson présente une couleur-type jaune orange, agrémentée à la base de la nageoire caudale d'une tache foncée en forme de croissant de lune ; cette marque a fait donner au type le nom de « platylune ».

Les variétés sont nombreuses : bleue, noire, rouge, dorée, wagtail (nageoires noires) rouge ou jaune, bigarrée.

La taille moyenne est de 4 centimètres chez le mâle et 7 centimètres chez la femelle.

Xiphophorus helleri.

Le « porte-épée » doit son nom à la présence, chez le mâle, d'un allongement des rayons inférieurs de la nageoire caudale, qui forment un appendice en forme d'épée.

L'espèce sauvage est d'une couleur verte contrastant avec une ligne longitudinale rouge qui longe le flanc, de la tête à la nageoire caudale. L'« épée » est d'un vert intense.

Il existe une variété rouge et des variétés wagtails, verte ou rouge. Enfin, les éleveurs distinguent des xiphophores noirs et berlinois qui sont des hybrides entre les genres *Platypoecilus* et *Xiphophorus*.

La taille de ces poissons est assez grande : les mâles atteignent 8 centimètres et les femelles, 12 centimètres.

Lebistes reticulatus.

Il est le plus connu de tous les poeciliidés, sous les noms communs de « guppy » ou « poisson million ».

La couleur de base est un gris olivâtre ou argenté, à peu près constant chez la femelle, qui mesure 5 centimètres de longueur. Les mâles, deux fois plus petits, présentent des couleurs très variées : les teintes de fond sont gris olivâtre, jaune, bleu, bleu-noir ; des taches variables dans leur taille ajoutent des rouges, orangés, jaunes, bleus, verts ou noirs, sur la tête, les flancs ou la queue.

Les nageoires dorsale et caudale peuvent s'allonger en écharpe ou s'élargir en éventail ou en lyre de formes variables. Des mutations récentes ont fait apparaître chez les femelles quelques-unes de ces qualités du mâle : développement de la caudale et coloration vive.

Mollienisia sphaenops.

Le mâle mesure 8 centimètres et la femelle 10 centimètres. La teinte générale est grise à reflets bleutés ; les nageoires dorsale et caudale présentent des taches sombres, plus foncées chez le mâle.

Dans la variété « Liberty », la couleur de base est violacée et la nageoire dorsale comporte trois bandes superposées, noire, jaune d'or et rouge. La nageoire caudale est rouge.

Une mutation a donné naissance à une variété mélanisante, d'un noir velouté magnifique.

Notons encore qu'il existe une espèce voisine, *Mollienisia velifera*, remarquable par le développement de sa nageoire dorsale, qui présente de 16 à 19 rayons.

Cette énumération, déjà longue, de formes et de teintes variées, pourrait ainsi s'étendre à l'infini si l'on voulait décrire toutes les variétés de toutes les espèces de poecilidés. Pour résumer, disons notre émerveillement devant le spectacle de ces poissons. L'étude de leur biologie ne fait que prolonger cette impression.

DEUXIEME PARTIE

BIOLOGIE GENERALE

La biologie des poeciliadés a donné lieu à de nombreuses études en différents domaines auxquels nous donnerons un développement variable suivant leur importance dans les deux objectifs de notre travail : l'utilisation des poissons vivipares comme matériel de laboratoire et leur élevage en aquarium d'ornement.

I. — Ecologie

Les poeciliadés sont des poissons dulçaquicoles qui peuvent cependant vivre dans une eau légèrement salée ; d'autres poissons vivipares sont d'ailleurs littoraux ; ces deux groupes écologiques sont voisins, ce qui montre que le degré de salinité de l'eau n'est pas un facteur de différenciation aussi important que le sont par exemple l'agitation de l'eau ou l'intensité lumineuse.

Ce fait est confirmé par les expériences de Emerit et Mohsen (1961) :

— La concentration maxima supportée d'emblée par *Lebistes reticulatus* est de 50 % d'eau de mer, entre 20 et 25° C.

— On peut très bien élever des *Lebistes* en eau de mer, à condition de les adapter par des passages dans des milieux à concentration croissante, répartis sur une durée minima de 36 heures. Cette adaptation n'est pas une sélection, car il n'y a alors aucune mortalité.

— Le retour à l'eau douce peut se faire d'emblée, et la perte de l'adaptation à l'eau de mer se fait en 36 heures.

— Les mâles sont moins résistants que les femelles aux changements de concentration.

— Quand ils ont le choix, grâce à un système de pont, entre des séjours dans l'eau douce et l'eau de mer, les Lebistes restent 14,1 fois plus longtemps dans l'eau douce. S'ils ont été préalablement adaptés à l'eau de mer, depuis au moins trois semaines, le rapport descend à 2,4.

— Enfin, les auteurs ont remarqué que l'aération facilite la survie en eau de mer, et que la température optimale est de 28° C.

Plus que la concentration ionique de l'eau, importe son degré d'acidité ou d'alcalinité : le pH doit être, en général, voisin de la neutralité, ou très légèrement alcalin.

Le dimorphisme sexuel, fréquent chez les animaux dulçaquicoles, atteint son comble chez les poeciliadés, qui présentent, en plus de l'organe d'accouplement du mâle, des caractères sexuels secondaires souvent marqués.

Ces poissons sont tous thermophiles, surtout Mollienisia, qui se reproduit bien à 28° C ; les autres espèces préfèrent généralement une température de 25° C. Tous sont d'ailleurs localisés, à l'état sauvage, aux régions tropicales et subtropicales de l'Amérique, et plus rarement de l'Afrique et de l'Asie. Quelques genres, comme Lebistes, Gambusia et Heterandria, ont été implantés dans les marais du midi de la France, où ils survivent très bien.

Une intensité lumineuse élevée, comme dans de nombreux groupes zoologiques, est favorable à la reproduction.

II. — Nutrition

Dans la nature, les poeciliadés sont omnivores : ils se nourrissent d'algues, de vers, de crustacés microscopiques

ou submicroscopiques (daphnies, cyclopes...), de larves d'insectes ou même de petits insectes. Leur voracité est devenue légendaire depuis l'utilisation de Gambusia et de Lebistes dans la prophylaxie du paludisme.

L'étude faite par Rimbaut et Mathis dans les environs de Dakar en 1935 donne une idée des possibilités de cette méthode : ayant placé deux mâles et huit femelles Lebistes reticulatus dans un puits de 5 m² de surface, ils comptent le nombre de larves de moustiques ramenées en 10 coups d'épuisette, tous les jours ; si au début ce nombre était de 1.500, il se réduit à 205 après 15 jours et devient nul après un mois, alors que les Lebistes étaient devenus innombrables.

Notons aussi que les adultes sont très friands des alevins nouveau-nés : leur mère elle-même ne manifeste aucune répulsion à dévorer les alevins qu'elle vient de mettre au jour. En élevage artificiel, les poeciliidés sont très peu délicats ; ils se contentent généralement de daphnies séchées tout en dévorant avec appétit les vers de vase, les Artemia salina, les Tubifex qu'on leur distribue généralement, mais il est certain que la vitesse de croissance et la bonne reproduction dépendent plus de l'espace par animal, de la température et de l'éclairement que de l'aliment choisi, pourvu qu'il soit distribué en quantité adéquate et à un rythme suffisant.

III. — Croissance et prolificité

La vitesse de croissance est assez extraordinaire : dans de bonnes conditions, les alevins, qui naissent après une gestation d'un mois environ, sont adultes à l'âge de trois mois. Comme il est traditionnel de le faire pour les bactéries, nous nous sommes livrée au calcul du nombre d'animaux engendrés par un couple en un an.

Un couple adulte au temps 0 aura donné naissance à 600 alevins après un an ; ceux-ci ayant eux-mêmes produit pendant ce temps, le nombre de descendants du couple de départ s'élèvera à environ 1.300.000 animaux. Nous serions rapidement envahis par les poissons vivipares si une loi naturelle d'équilibre n'intervenait pas : le surpeuplement est évité par le cannibalisme, qui ne laisse aucune chance de survie aux alevins lorsque la densité des adultes est élevée.

Parmi les facteurs de croissance, on peut noter :

- la température de l'eau
- l'oxygénation du milieu
- l'intensité lumineuse
- l'alimentation.

Nous verrons, dans l'étude des conditions d'élevage, que ces trois derniers facteurs sont ceux sur lesquels on peut agir pour surpeupler au maximum les aquariums.

A ces agents, on peut adjoindre un facteur hormonal antéhypophysaire (Régnier, 1938), dont l'emploi mériterait d'être codifié et précisé, car son intérêt pourrait être grand en pisciculture.

L'endocrinologie des poissons est malheureusement mal connue, et nous verrons à quelles difficultés pratiques l'on se heurte dans son étude.

IV. — Conditions d'élevage en captivité

Connaissant la biologie des poeciliidés, il est facile de comprendre les conditions de la réussite de leur élevage ; nous donnerons une description sommaire du matériel nécessaire, puis nous insisterons sur quelques facteurs importants.

L'aquarium idéal est un bac parallélipédique dont la hauteur et la largeur sont au moins égales à la moitié de la longueur.

Le fond en est recouvert d'une couche d'argile pure protégée par du sable, ou simplement d'une couche de sable épaisse d'environ 4 centimètres. Dans ce sol sont plantées des algues vertes dont le rôle est d'oxygéner l'eau et d'absorber les déchets organiques produits par les poissons.

La constance de la température est assurée par une résistance immergeable reliée à un thermostat.

Un filtre oxygénateur, sans être nécessaire, permet cependant d'augmenter la densité de la population.

Enfin la lumière nécessaire aux algues pourra être apportée par un éclairage naturel, trop irrégulier, ou par une rampe lumineuse, plus facilement réglable.

La lumière est, en effet, l'un des facteurs les plus importants de la réussite et l'un des plus difficiles à contrôler.

Son insuffisance entraîne une dominance de la respiration des plantes et des poissons sur l'assimilation chlorophyllienne, c'est-à-dire une viciation de l'eau, et un ralentissement de la fonction de reproduction. Son excès amène un développement d'algues vertes microscopiques envahissantes ou une apparition d'algues bleues, toxiques pour les poissons.

La température idéale est généralement de 25° C, sauf pour *Mollienisia*, qui préfère une température de 28° C. Le froid ralentit la croissance et, d'une façon générale, toutes les fonctions ; mais plus dangereuse est une variation brusque, dans un sens ou dans l'autre.

La composition chimique de l'eau joue un rôle assez important : son degré hydrotimétrique doit être compris entre 13 et 20 et son pH entre 7 et 7,6. Ces conditions interdisent pratiquement l'emploi de l'eau des villes, calcaire et javellisée, et de l'eau des régions calcaires. Dans nos aquariums, nous avons utilisé une eau de puits analysée et corrigée par une quantité égale d'eau déminéralisée.

L'emploi de sable ou de cailloux calcaires est un facteur défavorable à l'élevage.

L'alimentation se fait en grande partie de façon naturelle : les poeciliidés trouvent dans l'eau des infusoires, des bactéries et des algues, microscopiques ou non. Cette base alimentaire peut être complétée, voire presque remplacée, en cas de surpopulation, par une alimentation artificielle. Dans ce but, on peut utiliser :

— *des aliments conservés* sous forme de poudre, et composés de daphnies, de lait, de viande ou de poisson ;

— *des aliments frais* : viande ou chair de poisson crue, vers de terre lavés et hachés ;

— *des aliments vivants* : Tubifex, larves de chironomes plumeux ou « vers de vase », larves d'*Artemia salina*. Les deux premiers se trouvent constamment chez les marchands d'animaux. Les larves d'*Artemia* peuvent être préparées en plaçant des œufs de ce crustacé, conservés à l'état sec, dans une solution de sel à 17,5 %, à une température comprise entre 21 et 25° C : les larves éclosent après deux jours et sont capturées à l'aide d'une épuisette.

L'alimentation doit être aussi variée que possible et distribuée en quantité adéquate : un aliment doit être entièrement mangé dix minutes après sa distribution.

La densité de population est conditionnée par les deux facteurs essentiels que sont la concentration de l'eau en oxygène et sa richesse en éléments nutritionnels microscopiques. Elle est réglée de façon naturelle par la mort de quelques-uns des poissons en excès, jusqu'à ce que l'équilibre soit rétabli ; le cannibalisme est à ce sujet un exemple parfait de la loi des équilibres naturels : dans un aquarium surpeuplé, aucun alevin ne survit, alors que dans un aquarium peu encombré, la plupart échappent à la voracité de leurs parents.

On arrive ainsi à la conception d'un aquarium équilibré, véritable biotope artificiel réalisant en milieu fermé le cycle complet de la nature. Nous-même avons conservé pendant six mois deux poissons dans un aquarium de trente litres sans oxygénation ni alimentation artificielles. Certaine, alors, que notre milieu était bien équilibré, nous avons pu le surpeupler en lui adjoignant un oxygénateur et une alimentation artificielle.

Dans des conditions moyennes, on peut admettre qu'un couple de reproducteurs des espèces étudiées donne le maximum de son rendement lorsqu'il dispose de cinquante litres d'eau. Lorsque le but recherché est la décoration et non la reproduction, on peut porter à vingt ou trente le nombre de poissons dans le même volume d'eau.

TROISIEME PARTIE

ENDOCRINOLOGIE

Alors que l'endocrinologie des mammifères a perdu une bonne partie de ses mystères, celle des poissons n'a été étudiée avec précision que dans quelques-uns de ses aspects : action des hormones sur les cellules pigmentaires, interrelations entre hypophyse et gonades, rôle de la thyroïde dans les migrations. Cependant, les études qui ont été faites montrent qu'il n'y a pas de différences fondamentales entre les systèmes endocriniens des vertébrés supérieurs et des poissons.

Les formations glandulaires des poissons ont une morphologie différente de celle qu'on trouve chez les mammifères : de nombreuses glandes endocrines ne constituent pas des unités morphologiques, mais sont présentées sous forme d'îlots dispersés, ce qui n'est qu'une manifestation du caractère primitif des poissons par rapport aux mammifères. Des caractères histophysiologiques et embryologiques permettent d'homologuer sans équivoque ces formations glandulaires aux organes correspondants des vertébrés.

I. — La thyroïde

Alors que, chez les sélaciens, la thyroïde est bien individualisée, chez la plupart des téléostéens, les vésicules thyroïdiennes sont dispersées dans la région ventrale branchiale ; leur histologie révèle les mêmes structures que chez les autres vertébrés.

Le traitement de têtards par des extraits ou des implants de thyroïdes de poissons provoque une métamorphose accélérée comme le traitement par la thyroxine (Sembrat, 1927 ; Gunthorp, 1932).

Les traitements iodés donnent les mêmes résultats que chez les autres vertébrés : hyperplasie thyroïdienne, maigre, exophtalmie ; les tumeurs thyroïdiennes régressent sous l'influence de l'iode, comme certaines formes de goitres des mammifères, auxquelles elles s'apparentent histologiquement.

L'utilisation d'iode 131 a montré l'affinité sélective de la thyroïde pour l'iode et permis de mettre en évidence les mêmes intermédiaires (monoiodotyrosine et diiodotyrosine) et les mêmes produits élaborés que chez les mammifères (Matthews et Smith, 1948 ; Gorbmann et coll., 1952).

L'action des antithyroïdiens de synthèse a été étudiée sur les hybrides *Xiphophorus-Platydocilium* (Goldsmith, 1949), sur *Gambusia holbrooki* (Patane, 1950) et sur *Lebistes reticulatus* (Hopper, 1952 ; Smith et coll., 1953). Cette action se manifeste par une inhibition franche de la croissance et elle est neutralisée par la thyroxine ou les extraits bruts de thyroïde active.

La thyroxine, comme les extraits de thyroïde active, donnent des résultats contestés : la croissance est accélérée pour Vivien (1958) ; des résultats atypiques sont obtenus par d'autres auteurs (Hopper, 1952) : inhibition du développement de la nageoire anale des cyprinodontes, baisse du taux de croissance générale. Ces dernières observations peuvent s'expliquer par un dysfonctionnement des corrélations thyro-hypophyso-génitales, dû lui-même au déséquilibre hormonal provoqué par de fortes doses.

Comme chez les mammifères, la thyroïde est sous la dépendance d'une thyroestimuline hypophysaire : Vivien (1958), Gorbman (1941), Buser (1953) mettent ce fait en évidence par hypophysectomie et correction par des extraits hypophysaires. Quelques auteurs contestent leurs

résultats, mais tous admettent que le pouvoir de captation d'iode et le pouvoir de synthèse de la thyroïde diminuent après hypophysectomie.

D'une façon générale, les modifications provoquées par les interventions sur la thyroïde s'installent plus lentement que chez les mammifères ; Vivien admet qu'il existe une inertie des corrélations neuro-endocriniennes chez les espèces primitives, et que cette inertie peut être considérée comme une adaptation physiologique en présence de subordonations étroites à certaines conditions du milieu.

II. — Les formations post-branchiales

Dans de nombreuses espèces de poissons ont été décrites des formations glandulaires localisées au niveau de la paroi péricardique, juste en arrière des éléments thyroïdiens (Giacomini, 1934). Ces organes joueraient un rôle dans le métabolisme du calcium et pourraient donc être assimilés aux parathyroïdes des mammifères.

III. — Système chromaffine

Décrit sous des noms très variés, ce système est constitué par des formations d'origine paraganglionnaire, neurectodermique, qui donnent la réaction brune de Henle et la réaction verte de Vulpian. Son identité avec la médullosurrénale des mammifères semble prouvée. Il est représenté par des corpuscules de forme et de taille variées, les « corps suprarénaux », localisés dans la région dorsale de la cavité abdominale.

Les extraits de corps supra rénaux contiennent une forte proportion d'adrénaline et leur action pharmacodynamique est celle d'un sympathicomimétique, ce qui confirme l'homologie entre le système chromaffine des poissons et la médullosurrénale des mammifères.

Les injections parentérales d'adrénaline à des poissons ont les mêmes effets que chez les mammifères : tachycardie, vasodilatation au niveau des branchies et vasoconstriction dans le reste de l'organisme, contraction iridienne...

IV. — Les corps interréniaux

Formés de cellules chargées d'inclusions lipoïdiques et dérivant du mésoplaste paramésentérique dorsal, les « corps interréniaux » sont, chez les poissons, les homologues de la corticosurrénale des mammifères. Ils forment une gaine entourant les veines cardinales et leurs ramifications.

L'ablation de l'interrénal chez les sélaciens (Kirsch, 1928 ; Dittus, 1937) entraîne une mort rapide par asthénie musculaire et dysfonctionnement respiratoire, accompagnés de troubles de la pigmentation. Ces symptômes régressent à la suite d'injections d'extraits de corps interréniaux de poissons ou d'hormone cortico-surrénale de mammifères.

Des souriceaux décapsulés et traités par des extraits d'interrénal de raie survivent indéfiniment et reprennent leur croissance.

L'hypophysectomie, chez l'anguille, provoque une chute pondérale importante de l'interrénal, sauf si des injections d'hormone corticotrope hypophysaire sont effectuées (Fontaine, cité par Vivien, 1958).

Enfin, Pitotti (1938) a observé des variations cycliques dans l'activité des corps interréniaux et des corps chromaffines, et noté une relation avec la périodicité de l'activité sexuelle, chez les sélaciens.

Les corps interréniaux peuvent être considérés comme les homologues de la corticosurrénale des mammifères, malgré l'ignorance dans laquelle on reste de beaucoup de leurs propriétés.

V. — Les corpuscules de Stannius

Les téléostéens possèdent des formations particulières dont l'histophysiologie prouve une fonction endocrine dont le rôle est absolument inconnu. Ils dérivent d'un bourgeonnement de la paroi dorsale du canal de Wolf.

VI. — Le pancréas endocrine

La partie endocrine du pancréas forme un, deux ou trois « corpuscules pancréatiques » isolés de la partie exocrine, qui est diffuse et visible à l'œil nu lors de la dissection ; il s'y adjoint parfois des îlots endocrines secondaires de moindre importance et plus disséminés.

L'histophysiologie et l'embryologie de ces îlots permettent de les identifier aux îlots pancréatiques de Langerhans des mammifères. Leur richesse en insuline est 5 à 7 fois plus grande que chez les mammifères. Leur ablation entraîne une forte glycosurie et une hyperglycémie. L'hypophysectomie seule n'a pas d'action, alors que, combinée à la pancréatectomie, elle atténue l'effet hyperglycémiant.

L'insuline de poisson semble de même nature que celle des mammifères et possède les mêmes propriétés sur le diabète humain. (Mc Cormick et Mc Leod, 1925 et 1926).

VII. — L'épiphyse

L'épiphyse présente, chez les poissons, des aspects très variés. Des travaux récents lui prêtent un rôle régulateur des fonctions mélanotropes, mais il est très difficile de lui attribuer une fonction endocrine définie.

VIII. — Le système hypophysaire

La glande pituitaire est fondamentalement similaire dans toutes les classes de vertébrés : c'est un petit corps localisé à la base du cerveau, qu'on retrouve facilement chez la carpe, par exemple : chez un poisson de cette espèce, mesurant trente centimètres de long, son diamètre est d'environ deux millimètres.

La forme et la disposition des différentes parties de l'hypophyse diffèrent assez profondément de celles qu'on trouve chez les vertébrés supérieurs : il existe notamment une urohypophyse, ou système neurosécrétoire caudal, formée de cellules semblables à celles du système hypothalamo-hypophysaire.

On retrouve cependant les mêmes éléments essentiels, et les mêmes types de cellules semblent être responsables de la production d'au moins huit hormones différentes, contrôlant la croissance, la pigmentation, les autres glandes endocrines et de nombreuses autres fonctions.

Nous nous intéresserons à deux aspects surtout des sécrétions de l'hypophyse qui mériteraient d'être mieux connus pour leurs incidences économiques : ce sont les hormones somatotropes et gonadotropes.

A la suite de la découverte du rôle de l'hypophyse dans la reproduction des mammifères par Ascheim et Zondek (1927), confirmée par Smith (publié par Allen en 1939), Houssay (cité par Atz et Pickford, 1959), appliqua, en 1930, des techniques similaires chez les amphibiens et les poissons : ayant injecté à des femelles *Xiphophorus* des hypophyses récemment extraites d'une autre espèce de poisson, il obtint la naissance prématurée de jeunes. Régnier (1938), en introduisant dans l'alimentation de la poudre de lobe antérieur d'hypophyse, a obtenu une accélération de la croissance chez *Xiphophorus* : des jeunes ainsi traités ont allongé de 36 millimètres en 15 jours, alors que des témoins provenant de la même ponte n'ont allongé pendant le même temps que de 24 millimètres.

Par la suite, des essais pratiqués au Brésil par la Comissao Técnica de Piscicultura de Nordeste à Ceará, en Russie par Gerbil' Skii (1957), eurent pour but de provoquer, grâce à des injections d'antéhypophyse, la reproduction en vivier de poissons que la captivité rend stériles.

Les pisciculteurs brésiliens pratiquent de quatre à huit injections intramusculaires espacées de six heures, jusqu'à ce que les poissons se montrent prêts à frayer ; on retire alors la séparation qui isole les mâles des femelles dans l'aquarium. La quantité totale d'extraits hypophysaires administrée peut varier de une demi-glande à cinq glandes, suivant la réceptivité du sujet ; les glandes employées provenaient de nombreuses espèces différentes, mais les poissons donneurs doivent être au bon stade du cycle de reproduction ; s'ils sont immatures ou s'ils ont récemment frayé, leurs hypophyses sont inefficaces ; on peut conserver les glandes prélevées au moment propice, en les déshydratant dans l'acétone ou dans l'alcool absolu. Ce fait confirme l'existence d'un cycle hormonal saisonnier dans les conditions naturelles, et son rapport avec un cycle hypophysaire dont les phases sont déterminées par des stimuli du milieu.

C'est en Russie qu'est fait le plus important usage du traitement hypophysaire, pour obtenir la reproduction d'esturgeons captifs : les Russes produisent aujourd'hui tous les œufs d'esturgeons pour l'élevage à partir de poissons traités aux extraits hypophysaires (Gerbil' Skii, 1957).

Ces applications pratiques sont, actuellement, surtout recherchées dans des pays où la production de protéines est insuffisante, et on peut leur prédire un grand essor dans les prochaines années.

Aux Etats-Unis, où ce type de problème ne se pose pas, on emploie l'injection d'hormones hypophysaires pour produire des poissons rouges pour le commerce d'animaux familiers, des hybrides de carpes et de poisson rouge et

des vérons utilisés comme appâts, une espèce de poisson chat (*Ictalurus punctatus*) ; pour maintenir le saumon du Pacifique (*Oncorhynchus* spp.) que des obstacles mis par l'homme empêchent d'atteindre ses frayères, ou induit par la même méthode sa reproduction dans les cours inférieurs.

En ce qui nous concerne, nous avons tenté d'accélérer la croissance d'alevins *Xiphophorus* en leur distribuant des extraits hypophysaires mis en solution ⁽¹⁾ ou lyophilisés ⁽²⁾.

Quatre aquariums de même contenance (10 litres), placés côte à côte et installés de façon analogue, reçurent chacun 12 alevins *Xiphophorus* issus de la même ponte et âgés de deux mois.

Les alevins du premier bac furent nourris pendant un mois d'un mélange à parties égales d'antéhypophyse lyophilisée et de daphnies séchées.

Ceux du second bac reçurent une alimentation composée de une partie d'antéhypophyse lyophilisée et de deux parties de daphnies séchées.

Dans le troisième bac, 2,5 grammes du même produit furent mis en solution le premier jour de l'expérience.

Enfin, le quatrième bac contenait le lot témoin.

Aucune différence significative de la croissance des différents lots ne se manifesta, ce qui peut s'interpréter de plusieurs façons :

— l'hormone somatotrope ne se conserve pas en solution dans l'eau ;

— les doses employées étaient trop faibles ;

— les extraits hypophysaires employés provenaient de bovins, et il semble que puisse intervenir une spécificité phyllogénétique (Geschwind, 1960).

(1) Antéphysine N.D.

(2) Métrimajor N.D.

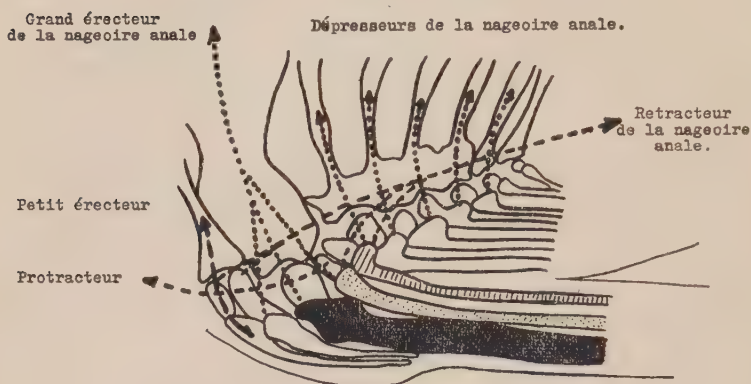
IX. — Les hormones sexuelles

Il existe, comme chez les autres vertébrés, un antagonisme entre les hormones mâles et femelles.

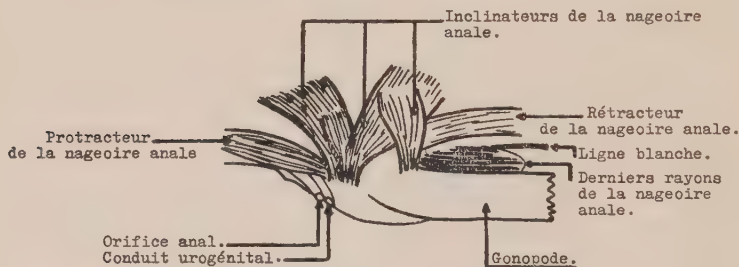
Il revêt, chez les poeciliidés, une importance remarquable du fait que ces poissons changent assez facilement de sexe, même dans des conditions naturelles (Gallien, 1945).

On obtient, par administration d'hormones androgènes, la masculinisation de femelles (Tavolga, 1949 ; Régnier, 1938, 1941, 1942) et cette inversion est totale : un poisson peut, dans sa vie, se reproduire tantôt comme femelle et tantôt comme mâle. Nous verrons dans l'étude de la génétique tout l'intérêt que peut présenter cette particularité, et son explication chromosomique.

SCHEMA 9 Vue latérale des articulations de la nageoire anale et du gonopode sur les radiaux du squelette profond, montrant les lignes de forces des groupes musculaires agissant sur le gonopode.



SCHEMA 10: Vue latérale des muscles superficiels de la nageoire anale et du gonopode.



Au repos.

Au début du rapprochement.

Au moment de l'érection.

SCHEMA 11: Changements de la section transversale du gonopode de Xiphophorus helleri. (D'après ROSEN et GORDON, 1953.)

QUATRIEME PARTIE

REPRODUCTION

Les Poeciliidés sont des poissons vivipares ; leur mode de reproduction, qui exige d'une part une insémination et d'autre part une gestation, a entraîné, dans les deux sexes, des adaptations morphologiques et fonctionnelles.

I. — Adaptation morphologique à la viviparité

A. — L'APPAREIL GÉNITAL MALE.

Chez les poissons ovipares, le sperme s'écoule de la papille urogénitale sur les ovules que vient de pondre la femelle. Chez les vivipares, au contraire, le sperme est déposé, grâce au gonopode, au niveau de l'orifice génital femelle et s'achemine vers l'ovaire dans la cavité duquel il est accumulé.

La structure osseuse du gonopode a été étudiée à propos de la systématique. Nous ne reviendrons donc sur cet organe que pour indiquer qu'il est mobile par rapport au corps grâce à un ensemble de muscles complexes dont la description a été faite de façon très précise par Rosen et Gordon (1953). Les schémas n° 9 et 10 sont tirés de leurs dessins et de leurs explications. Ils permettent de comprendre l'extrême mobilité du gonopode au moment du rapprochement sexuel.

D'autres schémas de Rosen et Gordon montrent comment, au moment de l'éjaculation, le gonopode se replie sur lui-même pour former un canal conducteur du sperme (schéma 11).

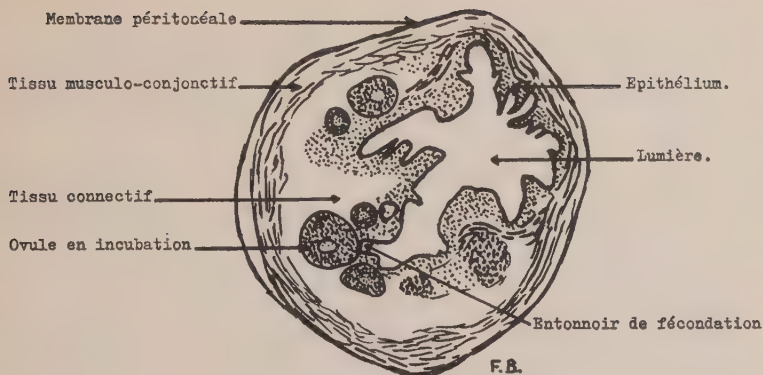
La morphologie, l'histologie et le développement post-embryonnaire du testicule, bien étudiés par Dulzetto (1933) chez *Gambusia*, ne présentent que peu de caractères originaux : cet organe, pair dans les stades jeunes, devient impair chez l'adulte. Il est limité extérieurement par une lamelle de tissu réticulaire et par une couche mince de conjonctif fibrillaire.

Le parenchyme est constitué par une charpente connective très délicate, où l'on rencontre des kystes, qui contiennent les éléments germinaux, distribués de manière que les plus périphériques renferment des éléments encore immatures, tandis que ceux qui se trouvent au voisinage des canaux testiculaires sont transformés en spermatozeugmes. La glande interstitielle fait défaut. Les spermatozeugmes mûrs traversent les parois des canaux testiculaires, passent dans le déférent et se rassemblent dans la portion élargie, qui fonctionne comme un réceptaculum seminis. Les spermatozeugmes sont plongés dans un liquide légèrement éosinophile, qui prend sa source dans l'épithélium testiculaire.

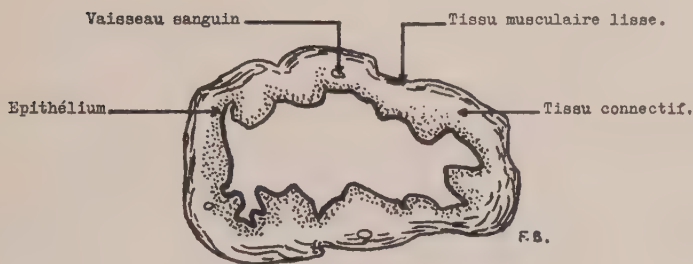
B) L'APPAREIL GÉNITAL DE LA FEMELLE (Bailey, 1933 ; Dulzetto, 1937).

L'orifice génital femelle reste toujours simple et uniforme ; il ne présente aucune variation d'adaptation aux variations spécifiques du gonopode. En effet, le gonopode ne pénètre pas dans le tractus génital femelle. L'ovaire et « l'oviducte » par contre présentent une morphologie originale adaptée à la viviparité.

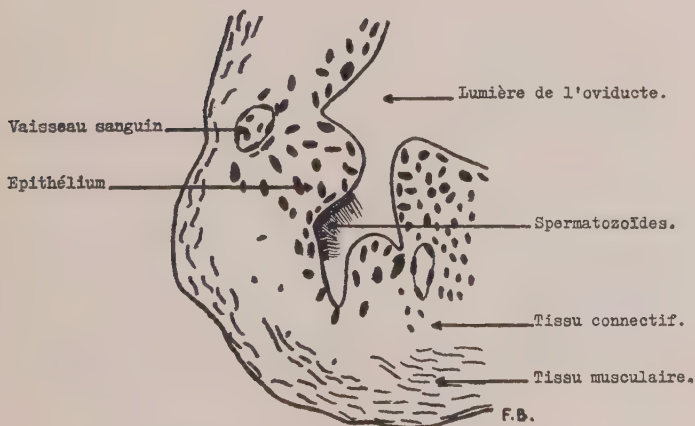
L'ovaire est impair : les deux gonades se réunissent sur le plan médian pour former une masse très développée,



SCHEMA 12): Coupe transversale de l'ovaire
d'une femelle Lebistes.



SCHEMA 13): Coupe transversale de l'oviducte
d'une femelle Lebistes. (x 100)



SCHEMA 14): Détail de la même coupe. (x 500)

qui occupe presque toute la partie postérieure de la cavité péritonéale ; il est enveloppé dans une membrane péritonéale mince et légèrement pigmentée, recouvrant une couche de tissu musculo-conjonctif. L'ovaire isolé et mis à nu, les follicules qui occupent la majeure partie du cortex apparaissent sous la forme d'une grappe. Chacun d'entre eux est constitué par une simple couche de cellules supportées par une thèque mince, enveloppant l'œuf. Entre les gros follicules, dont on voit par transparence les œufs jaunes, ambrés, on trouve de nombreux petits ovules blancs, situés généralement plus près de la cavité ovarienne et surtout le long de sa paroi dorsale.

Des diverticules de la cavité ovarienne s'invaginent en direction de chaque œuf ; leur fond s'appuie contre l'épithélium folliculaire. Les spermatozoïdes, par l'intermédiaire de ces « entonnoirs de fécondation », ont accès aux ovules mûrs à travers un pore folliculaire ; au moment de la parturition, l'entonnoir s'élargit pour former le « pore de naissance » à travers lequel le jeune s'échappe dans la cavité centrale de l'ovaire. (Schéma 12).

L'irrigation est assurée par l'artère ovarienne qui donne naissance à des artérioles folliculaires ; celles-ci forment des réseaux de capillaires dans la thèque de chaque follicule ; cette vascularisation est particulièrement visible dans un ovaire aux derniers stades de la gestation.

Postérieurement la cavité de l'ovaire est continuée par celle de « l'oviducte ». Celui-ci n'est pas un homologue du canal de Muller, mais un tube simple, médian, résultant de deux zones embryonnaires : l'une est la partie postérieure de l'ovaire et l'autre est un diverticule du sinus urogénital, recouvert par un épithélium d'origine ectodermique. Cet oviducte est un court tube musculieux creusé de cavités longitudinales profondes dans l'épithélium desquelles le sperme est mis en réserve ; les têtes des spermatozoïdes sont visibles entre les cellules en colonnes. (Schémas 13 et 14). Dans sa portion centrale, l'oviducte s'élargit et devient moins plissé ; puis sa lumière se

réduit beaucoup, formant un isthme au niveau duquel les parois s'épaississent pour former un sphincter puissant. Après ce sphincter, l'oviducte s'élargit à nouveau et s'ouvre largement au niveau de la papille génitale, logée dans la marge antérieure du sinus urogénital.

II. — Adaptation fonctionnelle à la viviparité

La reproduction par viviparité comprend 4 étapes essentielles : le coït, la fécondation, la gestation et l'accouchement.

A) LE COÏT.

— *Description* (Clark et Aronson, 1951).

Le mâle s'approche de la femelle en étalant les nageoires et en arquant son corps, par dessous et par côté ; au moment où il passe à sa hauteur, il lance son gonopode en avant et par côté en basculant sur lui-même ; le sperme est alors lancé sur la papille urogénitale de la femelle sous forme de spertamozeugmes : ces amas de spermatozoïdes ne possèdent pas de membrane propre ; leur paroi extérieure est formée par les têtes des spermatozoïdes, dont les flagelles s'enroulent en spirale dans la coque ainsi formée. Les spermatozeugmes restent intacts plusieurs heures dans l'eau physiologique et se désagrègent dès qu'on les met en contact avec un fragment de tractus génital femelle (Philippi, 1907). C'est ainsi que, les spermatozoïdes s'engageant activement dans l'« utérus », la fécondation de la femelle est réalisée. Elle l'est même si bien qu'on peut à ce moment isoler la femelle pour plusieurs mois : régulièrement elle donnera naissance à de jeunes alevins, subissant donc plusieurs gestations sans nouvelle insémination.

— *Déterminisme.*

- L'activité du mâle est sous l'influence d'une substance dynamogène émise par les femelles. Amouriq (1965) a montré que cette substance est une hormone ovarienne, un œstrogène, une solution de broyat d'ovaires à 0,2 g/l et une suspension aqueuse cristalline de dipropionate d'hexœstrol à 0,025 g/l provoquant une augmentation caractéristique du nombre d'impulsions ressenties en une heure par un actographe dans lequel est placé un *lebistes reticulatus* mâle.

- Au moment du rapprochement sexuel, la femelle ne joue qu'un rôle passif et semble même faire tous ses efforts pour se dérober aux assiduités du mâle. Dulzetto (1930) a montré que les femelles vierges ou qui ont épuisé leur réserve de spermatozoïdes s'offrent au rapprochement sexuel : la femelle plonge vers le fond, puis remonte en surface en arquant son corps vers le dos, la nageoire anale, repliée vers l'arrière, découvre alors l'orifice génital.

Jaski (1939) a mis en évidence un cycle copulateur chez les femelles *Lebistes reticulatus* : ce cycle dure neuf jours et c'est du 2^e au 5^e jour que les femelles prennent une position inclinée vers le haut ; en l'absence de mâle, les cycles de plusieurs femelles ne sont pas synchronisés ; si l'on place les femelles dans de l'eau ayant contenu des mâles, l'inclinaison augmente et une synchronisation apparaît : toutes les femelles prennent les mêmes inclinaisons à intervalles réguliers. Une « hormone du rut » serait sécrétée par le mâle.

B) LA FÉCONDATION.

Nous savons comment les spermatozoïdes, libérés par le mâle, se dissolvent au contact du tractus génital de la femelle. Par les mouvements de leur flagelle, les spermatozoïdes se dirigent alors dans la lumière de l'oviducte, jusqu'à la cavité de l'ovaire où ils peuvent survivre pendant une année.

La fécondation des ovules murs a alors lieu dans le follicule : cette fécondation intra-folliculaire est rendue possible par un certain nombre de dispositifs : la paroi interne de l'ovaire se creuse d'invagination vis-à-vis des follicules à maturité ; les spermatozoïdes n'ont ainsi plus qu'à traverser l'épithélium ovarien pour se trouver au niveau du pore folliculaire ; celui-ci ouvre un passage à travers la thèque et l'épithélium folliculaires jusqu'au micropyle de l'ovule qui est ainsi fécondé (schéma n° 14).

Les ovules mûrissent par vagues successives et sont fécondés au fur et à mesure par les spermatozoïdes accumulés dans l'ovaire. Suivant les espèces, le cycle de maturation des ovules peut être plus ou moins long que la gestation.

Dans le genre *Gambusia*, le cycle reproducteur dure huit jours de plus que la gestation ; l'ovaire reste donc au repos pendant une semaine après chaque parturition.

Chez *Lebistes*, la maturation des ovules est déjà commencée au moment de la parturition, et leur fécondation a lieu deux ou trois jours plus tard.

Dans le genre *Hétérandria*, les ovules arrivent à maturité tous les quatre jours et la femelle accouche suivant le même rythme. Le développement embryonnaire durant plus d'un mois, les femelles entretiennent à la fois dans leurs ovaires, une dizaine de portées de quelques embryons chacune : c'est le phénomène de la superfœtation qui atteint, dans le genre *Heterandria* son expression maximale.

C) LA GESTATION.

Chez les *Poeciliidés*, la gestation, comme la fécondation, est intra-folliculaire pendant toute sa durée : le follicule, au cours du développement, augmente de volume, et la paroi ovarienne s'hypertrophie au point de rendre la cavité presque virtuelle.

Les phases du développement embryonnaires sont décrites chez *Platypoecilus* par Tavalga (1947), qui distingue 26 stades embryonnaires.

Nous avons noté précédemment que les poeciliidés se reproduisent par viviparité vraie. Ce mode de reproduction implique d'une part l'existence d'une incubation intra-maternelle, et d'autre part une nutrition embryonnaire sans laquelle il s'agirait d'ovoviviparité.

On a longtemps cru, parce que les œufs de Poeciliidés sont gros et riches en vitellus, que les embryons qui se développent dans les follicules ont une alimentation purement vitelline. Or Scrimshaw (1945), a montré que le poids sec des embryons (avec leur vitellus) augmente (*Hétérandria*) ou reste stationnaire (*Xiphophorus* et *Mollienisia*) alors que lorsque l'alimentation est purement vitelline, il diminue de un tiers.

La morphologie des follicules pendant la gestation montre d'ailleurs nettement une adaptation à la nutrition de l'embryon : leur paroi est dilatée et très vascularisée ; chacun d'eux reçoit une artériole venant de l'artère ovarienne, et se divisant en très nombreux capillaires qui envahissent la thèque folliculaire.

L'œuf baigne dans un liquide que contient la cavité folliculaire. L'embryon présente également, dans certaines espèces, une adaptation à la nutrition intra-liquidienne.

Chez *Gambusia*, la membrane ovulaire est très mince ; il n'y a pas de membrane pellucide et les filaments branchiaux de l'embryon baignent dans le liquide intra-folliculaire.

Chez *Lebistes*, *Xiphophorus*, *Mollienisia* par exemple, le sac vitellin forme deux ventricules qui entourent les côtés de la tête et se rejoignent sur la nuque (Turner, 1940). Le sang, amené par des branches des conduits de Cuvier, passent dans ces « lanières nuchales » avant de revenir à la veine porte.

Chez Hétérandria et Platypoecilus, c'est une évagination du péricarde qui joue le rôle d'organe absorbant : le feuillet pariétal du péricarde repousse l'ectoderme et encapuchonne la tête de l'embryon. On observe là un phénomène de convergence avec l'amnios des vertébrés supérieurs : la couche interne, avasculaire est un pseudo-amnios et la couche externe, dont les nombreux vaisseaux font retour au système porte, est un pseudo-chorion accolé à la face interne du follicule (Turner, 1940).

Dans d'autres genres (Poecilistes, Aulophallus), la paroi interne forme des papilles qui augmentent sa surface et son pouvoir de sécrétion (Turner, 1940).

Le développement des embryons grâce à l'association de deux modes de nutrition, vitelline et extra-vitelline, est très rapide :

La gestation dure en moyenne 30 jours. Cependant, ce chiffre est très variable suivant les conditions d'élevage ; de bonnes conditions, d'une façon générale, diminuent le temps de gestation. Parmi les facteurs les plus importants, on peut noter : la température, la luminosité, l'alimentation, le volume d'eau par animal. Dans la nature ces facteurs se résument en un seul, la saison : le temps de gestation peut être doublé pendant la saison froide et peu ensoleillée.

Ces facteurs semblent agir par l'intermédiaire d'un mécanisme hormonal où l'hypophyse jouerait un rôle prépondérant.

Enfin notons qu'il est possible de hâter la parturition de quelques jours en faisant subir aux femelles une variation assez rapide de température : quelques degrés suffisent, et les embryons prématurés sont aussi viables que des embryons normaux.

D.) LA PARTURITION.

La dernière phase de la reproduction par viviparité est la parturition. Les embryons développés dans des follicules sont libérés par deux phénomènes simultanés : l'ovulation et l'éclosion. Il nous a été donné de disséquer une femelle morte quelques instants auparavant, au moment où elle allait mettre bas. Les embryons, encore enveloppés dans les membranes ovulaires repliés sur eux-mêmes étaient encore vivants. Placés dans un bac d'élevage, ils se développèrent normalement mais leur épine dorsale resta toujours coudée dans un plan vertical.

La parturition a lieu aussi bien de nuit que de jour et dure quelques heures. Les embryons sont expulsés un par un, à un rythme assez rapide, en une nuit, une femelle *Xiphophorus* donne aisément naissance à une centaine d'alevins. Ceux-ci nagent immédiatement et doivent d'ailleurs employer cette faculté pour échapper à la voracité de leur mère.

CINQUIEME PARTIE

GENETIQUE

La plupart des variétés de poeciliidés rencontrés actuellement chez les marchands d'animaux sont le fruit de sélections effectuées à la suite des études génétiques menées surtout par Myron Gordon, aux Etats-Unis : la fréquence des phénomènes de mutation, d'hybridation et de crossing over, et l'existence de nombreux caractères sex-limited et sex-linked permettent d'obtenir des variétés infinies de formes et de coloris.

Devant l'impossibilité de décrire tous les caractères ayant subi une analyse génétique, nous nous bornerons à choisir des exemples dans le cadre de différents chapitres de la science de l'hérédité : génétique mendélienne, phénomène de crossing-over, hérédité sex-linked et sex-limited, caryotypes, hybridation.

I. — Génétique mendélienne

Des exemples de monohybridisme et de dihybridisme sont fournis par Beck (1961) chez *Xiphophorus helleri*.

— *Monohybridisme avec dominances*. Le caractère rouge (rr) est récessif par rapport au caractère vert (VV) ; en croisant ces deux variétés, on n'obtiendra donc en première génération que des xiphophores phénotypiquement

verts ; ceux-ci croisés entre eux donneront 75 % d'individus phénotypiquement verts et 25 % d'individus phénotypiquement et génétiquement rouges.

P	VV x rr	F ₁	Vr x	Vr
F ₁	Vr	F ₂ VV	<u>Vr Vr</u>	rr
		25 %	50 %	25 %

— *Monohybridisme à caractère intermédiaire*. Le caractère wagtail (ww) (nageoires noires) est dilué par un croisement avec un animal de type normal (nn) : on obtient des poissons à nageoires grisâtres.

En seconde génération, 50 % des individus sont intermédiaires et les deux variétés parentales reparaissent chacune dans 25 % des cas.

ww x nn	wn	x	wn
wn	ww	wn	nn
100 %	25 %	50 %	25 %

— *Dihybridisme*. Deux caractères sont ici en cause, dans la même espèce : pigmentation verte (V) dominante sur la pigmentation rouge (r), et mélanisation du ventre (M), dominante sur l'absence de mélanisation (a).

Si l'on croise des individus verts à ventre noir (VVMM) avec des individus de type rouge normal (rraa), on n'obtient en première génération que des xiphophores verts à ventre noir dont le génotype est constant : Vr Ma.

Ceux-ci se reproduisant entre eux donneront les possibilités suivantes :

	VM	Va	rM	ra
VM	VV MM	VV Ma	Vr MM	Vr Ma
Va	VV Ma	VV aa	Vr Ma	Vr aa
rM	Vr MM	Vr Ma	rr MM	rr Ma
ra	Vr Ma	Vr aa	rr Ma	rr aa

Sur 16 descendants :

- 9 sont verts à ventre noir avec 4 génotypes différents (VV MM, Vr MM, Vr Ma, VV Ma);
- 3 sont verts à ventre normal avec 2 génotypes (VV aa, Vr aa);
- 1 est rouge normal (rr aa);
- 3 sont rouges à ventre noir avec 2 génotypes (rr MM, rr Ma).

II. — Caractères liés et crossing over

Il existe des cas où plusieurs caractères sont localisés sur le même chromosome ; ils se transmettent donc simultanément : Winge (1926) cite ainsi 9 caractères fixés sur le chromosome Y et 3 sur le chromosome X chez *Lebistes reticulatus* ; chacun des deux groupes se transmet, de génération en génération, en bloc, sans dissociation entre les différents caractères. Cinq autres caractères au contraire, bien que fixés sur les mêmes chromosomes, subissent dans un certain nombre de cas, des dissociations entre eux : ils passent d'un chromosome X à un chromosome Y ou inversement par le phénomène du crossing over ou enjambement.

III. — Déterminisme génétique du sexe

Le déterminisme génétique du sexe chez les poissons est longtemps resté mal connu car deux faits compliquent son étude : les changements de sexe sont fréquents et permettent au même individu de se reproduire tantôt comme femelle et tantôt comme mâle ; on n'est donc jamais sûr d'être en présence d'un individu de sexe génotypique déterminé (Ponse, 1949). De plus, tous les cytologistes modernes sont d'accord pour reconnaître que les poissons n'ont pas de chromosomes sexuels différenciés à l'échelle morphologique (Mattey, 1949).

D'après Winge (1947), le sexe est conditionné par une série de facteurs masculinisants et féminisants distribués sur les autosomes, et par des gènes sexuels supérieurs localisés soit sur le chromosome X soit sur le chromosome Y. On a donc, dans chaque sexe, les formules suivantes :

$$\begin{aligned} \text{m\^ale :} \quad & \frac{m, f, m, f \dots}{\text{autosomes}} + \frac{F}{X} + \frac{M}{Y} \\ \text{femelle :} \quad & \frac{m, f, m, f \dots}{\text{autosomes}} + \frac{F}{X} + \frac{F}{X} \end{aligned}$$

Par sélection des facteurs féminisants ou masculinisants autosomiques, il est possible d'arriver aux résultats schématiques suivants :

Phénotype mâle avec génotype femelle, homo-chromosomique :

$$\frac{m, m, m, m \dots}{\text{autosomes}} + \frac{F}{X} + \frac{F}{X}$$

Phénotype femelle avec génotype mâle, hétéro-chromosomique :

$$\frac{f, f, f, f \dots}{\text{autosomes}} + \frac{F}{X} + \frac{M}{Y}$$

Dans ces cas, la somme des actions des gènes autosomiques surpasse l'action inverse des déterminants supérieurs contenus dans les chromosomes sexuels.

Pour Kosswig (1941), il n'existe pas de chromosomes sexuels avec gènes de sexualité à action prépondérante. Les gènes autosomaux, à tendance masculinisante ou féminisante, déterminent une constitution génique labile à l'égard d'influences extérieures qui orientent l'organisme, foncièrement bipotent, vers l'un ou l'autre sexe.

Morphologiquement, aucun chromosome sexuel ne peut être reconnu ; en admettant l'existence des gènes supérieurs de Winge, ceux-ci peuvent être placés sur n'importe quel couple de chromosomes, qu'on appelle a posteriori « sexuels ».

L'existence d'un chromosome Y est confirmée par l'observation d'un croisement de *Platypoecilus* observé par Chavin et Gordon (1951), qui ne donnait que des individus mâles : le mâle en cause possédait deux chromosomes Y et tous ses descendants en possédaient donc au moins un.

IV. — Caractères liés au sexe

Nous avons noté à propos du crossing-over l'existence de 17 gènes portés par les chromosomes sexuels de *Lebistes reticulatus*. Parmi ceux-ci, 9 sont toujours portés par le chromosome Y et ne peuvent se rencontrer que chez les mâles : ils sont « limités au sexe mâle ». Trois autres gènes sont portés par le chromosome X ; ils peuvent se rencontrer dans les deux sexes, leur présence est « liée au sexe ».

Des caractères liés au sexe ont également été décrits chez *Platypoecilus maculatus* (Gordon, 1951).

V. — Caryotypes

Les premières images de caryotypes de poeciliidés ont été obtenues en 1922 par Winge qui utilisait la coloration de Carnoy ; il comptait 46 chromosomes chez *Lebistes reticulatus* et pensait reconnaître une digamétie de type XY. Les études de Iriki (1932) par coloration de testicules au Champy et de Wickbom (1943) donnent des figures bien meilleures, qui ne laissent aucun doute :

— chez *Lebistes reticulatus*, le nombre $2N$ est 46, et il n'existe aucune paire hétéromorphe,

— chez les différentes espèces de *Xiphophorus* et de *Platypoecilus*, le nombre $2N$ est 48 ; dans les phases haploïdes, Wickbom trouve 24 bivalents,

— dans les genres *Limia* et *Heterandria*, le nombre de chromosomes est 46,

— chez *Mollienisia sphaenops*, Wickbom compte 46 chromosomes ; dans la variété noire, *M. sphaenops* var *melanostica*, le nombre $2N$ n'est que de 38. Chez les hybrides entre la forme type et le mutant noir, le nombre $2N$ est intermédiaire : 42. Ce fait, confirmé par des observations analogues à propos de l'hybridation entre caprins et ovins (Berry, 1938), prouve qu'un nombre égal de chromosomes n'est pas nécessaire pour que la reproduction soit possible. La forme noire de *Mollienisia* est généralement considérée comme une simple variété de *Mollienisia sphaenops* malgré son caryotype totalement différent ; ceci pose le problème de la définition de l'espèce et des limites dans lesquelles on peut parler d'hybridation.

VI. — Hybridation

Des hybrides sont classiquement décrits entre les genres *Platypoecilus* et *Xiphophorus* ; ils sont féconds et présentent des caractères intermédiaires entre ceux des espèces parentales, dont la formule chromosomique est identique. D'après la définition actuelle de l'espèce, basée sur les critères de ressemblance et de fécondité, il semblerait logique de réunir les deux genres en une seule espèce : il n'y a pas plus de différences entre un *Xiphophorus* et un *Platypoecilus* qu'entre un *Mollienisia sphaenops* var *nigra* et un *Mollienisia sphaenops*. Il y en a plus qu'entre un chier berger allemand et un loup, et moins qu'entre un teckel et un lévrier.

On a également signalé, des hybridations entre *Lebistes* et *Mollienisia* d'une part et *Gambusia* d'autre part.

Nous-même avons entrepris pendant une année des essais d'hybridations entre les différentes espèces :

— *Lebistes reticulatus*

- x *Xiphophorus helleri*
- x *Xiphophorus helleri* var *rubra*
- x *Mollienisia sphaenops* var *nigra*
- x *Platypoecilus variatus*

— *Mollieniria sphaenops* var *nigra*

- x *Platypoecilus variatus*
- x *Xiphophorus helleri*

Tous ces essais se sont soldés par des échecs, ce qui semble confirmer le fait que les seules hybridations possibles sont celles précédemment décrites.

CONCLUSIONS

L'étude des poeciliidés nous a amenée à dégager plusieurs points particulièrement intéressants :

1° La morphologie externe nous amène à découvrir la beauté et l'infinie variété de ces poissons, et leur intérêt décoratif.

2° La biologie générale permet de définir les règles à respecter dans l'élevage des poeciliidés : oxygénation, intensité lumineuse élevée, constance des caractères physiques du milieu (température, degré hydrotimétrique, pH), alimentation, densité de population.

3° L'endocrinologie présente un intérêt formel par les comparaisons qu'elle permet avec les vertébrés supérieurs, et un intérêt économique par l'action des hormones anté-hypophysaires sur la vitesse de croissance et le déterminisme de la reproduction dans des conditions artificielles.

4° La reproduction par viviparité vraie est rendue possible par une adaptation morphologique (gonopode du mâle, ovaire de la femelle) et fonctionnelle (accouplement, nutrition intra-ovarienne).

5° La génétique fournit des exemples de nombreux phénomènes de l'hérédité : mendélisme, caractères « linked » et « crossing-over », hérédité liée et limitée au sexe, déterminisme génétique du sexe, caryotypes et hybridation, et leur conséquences en systématique.

Vu : LE PROFESSEUR RESPONSABLE
DE L'ECOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE,

FROGET

Vu : LE DIRECTEUR
DE L'ECOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE,

R. FLORIO

Vu :
LE DOYEN
DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE,

POUR LE DOYEN,

L'ASSESSEUR
J. DORCHE

Vu :
LE PRÉSIDENT DE LA THÈSE,

COUDERT

PROFESSEUR
DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE,

Vu et permis d'imprimer : Lyon, 15 Juin 1966.

LE RECTEUR, PRÉSIDENT DU CONSEIL DE L'UNIVERSITÉ
P. LOUIS.

BIBLIOGRAPHIE

1. AMOROSO (E.C.). — Viviparity in fish. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 1960, n° 1, 153-181.
2. AMOURIQ (L.). — Origine de la substance dynamogène émise par *Lebistes reticulatus* femelle. *CR. Acad. Sc. Paris*, 1965, 260, groupe 12, 2334-2335.
3. ANTEUNIS (A.). — Recherches sur la structure et le développement de l'ovaire et de l'oviducte chez *Lebistes reticulatus*. *Arch. Biol., Paris*, 1959, 70, 783-809.
4. ALLEN (E.). — (Publié par) « Sex and internal secretions » (2° édition). Williams and Wilkins, Baltimore, 1939.
5. ATZ (J.W) and PICKFORD (G.E.). — The use of pituitary hormones in fish culture. *Endeavour*, 1959, 18, 125-129.
6. BAILEY (R.J.). — The ovarian cycle in the viviparous teleosteans *X. helleri*. *Biol. Bull.*, 1933, 64, 206-225.
7. BAKER-COHEN (K.F.). — The role of the thyroid in the development of Platyfish. *Zoologica*, 1961, 46, 181-222.
8. BALDWIN (F.M.) and GOLDIN (H.S.). — Effects of testosterone propionate on the female teleosteans *Xiphophorus helleri*. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 1939, 42, 813.
9. BECK (P.). — *Traité complet de la vie des animaux en aquarium*. Payot, Ed. Paris, 1961, 269 p.
10. BELLAMY (A.W.). — Sex linked inheritance in the teleosteans *Platypœcilius maculatus*. *Anat. Rec.*, 1922, 24, 419-420.
11. BERKOWITZ (P.). — Effects of œstrogenic substances on fish. *Jour. Exp. Zool.*, 1941, vol. 87, 233-243.
12. BERKOWITZ (P.). — Response of fish (*Lebistes reticulatus*) to mammalian gonadotrophins. *Journ. Exp. Zool.*, 1941, 86, 247-255.

13. BERRY (R.D.). — Comparative studies on the chromosome numbers in sheep, goat and sheep-goat hybrids. *J. Hered.*, 1938, 29, 343-350.
14. BUSER-LAHAYE (J.). — Etude expérimentale du déterminisme de la régénération des nageoires chez les poissons téléostéens. *Ann. Inst. Oceanogr.*, Monaco, 1953, 28, 1-61.
15. CARDOSO (D.M.). — Relation entre l'hypophyse et les organes sexuels chez les poissons. *C. R. Soc. Biol.*, 1934, 115, 1347-1349.
16. CHAVIN (W.) et GORDON (M.). — Sex determination in *Platyphacellus maculatus*. I. Differentiation of the Gonads in Members of All mal Broods. *Zoologica*, 1951, 36, 135-145.
17. CLARK (E.), and ARONSON (L.R.). — Sexual behavior in the guppy, *Lebistes reticulatus*. *Zoologica*, 1951, 36, part. 1, 49-66.
18. COUNTS (R.C.). — A device for measuring larval and juvenile fishes. *Copeia*, 1961, 224-226.
19. DEVILLERS (C.). — Structural and dynamic aspects of the development of the teleostean egg (*Lebistes reticulatus*). *Advanc. Morphogenesis*, 1961, 1, 379-428.
20. DILDINE (T.C.). — Effects of light and temperature on the gonads of *Lebistes*. *Anat. Record.*, 1936, 67, (suppl. 1), 61.
21. DITTUS (R.). — Experimentelle Untersuchungen am Interrenalorgan der Selachier. *Pub. Stag. Zool. Napoli*, 1937, 16, 402-435.
22. DODD (J.M.). — Genetic and environmental aspects of sex determination in cold-blooded vertebrates. *Mem. Soc. Endocrin.*, 1960, n° 7, 17-44.
23. DULZETTO (F.). — L'accoppiamento in *Gambusia holbrooki*. *Arch. Zool. Ital.*, 1930, 14, 97-114.
24. DULZETTO (F.). — La struttura del testicolo di *Gambusia holbrooki* e la sua evoluzione in rapporto con lo sviluppo del gonopodio. *Arch. Zool. Ital.*, 1933, 19, 405-431.
25. DULZETTO (F.). — Sulla struttura dell'appareto sessuale femminile di *Gambusia holbrooki*. *Arch. Zool. Ital.*, 1937, 24, 275-310.

26. DUVERNOY (G.L.). — Observations pour servir à la connaissance du développement de la Poecilie de Surinam. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 1844, 18, 667.
27. EMERIT (M.) et MOHSEN (J.). — Résistance et adaptation de *Lebistes reticulatus* en des milieux de salinité élevée. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, 1961, 155, 1540-1543.
28. ESSENBERG (J.M.). — Sex differentiation in the viviparous Teleost *X. helleri*. *Biol. Bull.*, 1923, 45, 46-77.
29. ESSENBERG (J.M.). — Complete sex reversal in the viviparous Teleosteans *X. helleri*. *Biol. Bull.*, 1926, 51, 98-111.
30. FOLLENIUS (E.). — Induction des caractères sexuels secondaires mâles externes par greffe de testicules juvéniles sur des femelles indifférenciées chez *Lebistes reticulatus*. *R. Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1959, 84, 149-157, 5 fig.
31. FOLLENIUS (E.) et PORTE (A.). — Cytologie fine des cellules interstitielles du testicule du poisson *Lebistes reticulatus*. *R. Experientia*, 1960, 16, 190-191.
32. FOLLENIUS (E.) et PORTE (A.). — Ultrastructure de l'hypophyse des cyprinodontes vivipares. Etude des types cellulaires composant l'adénohypophyse. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, 1960, 154, 1247-1250.
33. FOLLENIUS (E.) et PORTE (A.). — Ultrastructure des types cellulaires de l'adrénohypophyse des cyprinodontes vivipares. *Proc. Europ. Reg. Conf. Electr. microsc.*, 1961, 2, 840-844, 4 fig.
34. FOLLENIUS (E.) et PORTE (A.). — Chronologie de la différenciation des cellules hypophysaires entre 15 et 45 jours chez *Lebistes reticulatus*, étude au microscope. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1961, 252, 3139-3141.
35. FONTAINE, cité par Vivien in Grasse, 1958.
36. FRASER (R.A.) and GORDON (M.). — A third linkage group in the killifish, *Platyœcilius*. *Anat. Rec.*, 1928, 41, 106.
37. FRASER (R.A.) and GORDON (M.). — Crossing over between W and Z chromosome of the killifish, *Platyœcilius maculatus*. *Science*, 1928, 67, 470.
38. GALLIEN (L.). — Sur un cas d'arrhénoidie chez *Lebistes reticulatus*. *Bull. Soc. Zool.*, France, 1945, LXX.

39. GALLIEN (L.). — Masculinisation du phénotype sexuel chez *Lebistes reticulatus* et bipotentialité du soma. *Bull. Soc. Zool.*, France, 1946, LXXI.
40. GALLIEN (L.). — Réactivité spécifique à la prégnéninolone, chez *Lebistes reticulatus*, des gonades et des caractères sexuels secondaires. Conséquences pour l'analyse génétique. *C. R. Acad. Sc.*, 1946, 223, 52-53.
41. GARMAN (S.). — The cyprinodonts. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, Harvard college, Cambridge (Mass.), 1895, 19, 179 p.
42. GERBIL'SKII, 1957. — Cité par ATZ et PICKFORD, 1959.
43. GESCHWIND (I.I.). — Comparative Endocrinology. GORBMAN (A.) (publié par) John Wiley and Sones, New-York, 1959.
44. GIACOMINI (E.). — Ulteriori ricerche anatomo microscopiche ed organo genetiche sul sistema interrenale e sui corpuscoli di Stannius dei teleostei e dei ganoidi. *Rendi. R. Acad. Sci. Inst.*, Bologna, 1934, vol. 38.
45. GOLDSMITH (E.D.). — Phylogeny of the thyroid. Descriptive and experimental. *Am. N. Y. Acad. Sci.*, 1949, vol. 50, 283-316.
46. GOODRICH (H.B.). — Mendelian inheritance in fish. *Quart. Rev. Biol.*, 1929, 4, 93-99.
47. GORBMAN (A.), LISSITZKY (S.), MICHEL (R.) et ROCHE (J.). — Thyroidal metabolism of iodine in the shark (*Scyllium canicula*). *Endocrinology U.S.A.*, 1952, vol. 51, 311-321.
48. GORDON (M.). — The physiology of fishes. *Academic Press*, New-York, 1 et 2.
49. GORDON (M.). — Pigment inheritance in a Mexican killifish : interaction of factors in *Platyopocilius maculatus*. *J. of Hered.*, 1928, XIX, 551.
50. GORDON (M.). — The scientific value of small aquarium fishes. *N. Y. Zool. Soc. Bull.*, 1932, 35, 10-17.
51. GORDON (M.). — Fish hybrids and fish genetics. *J. of Hered.*, 1933, 8, 317-318.
52. GORDON (M.). — A history of the common platyfish in aquaria from the earliest times. *Fish Culturist*, 1934, 14, 79-92.
53. GORDON (M.). — The genetics of *Xiphophorus* the sword-tail killifish : I, the inheritance of micromelanism. *Am. Nat.*, 1935, 69, Abstract n° 16.

54. GORDON (M.) et BENZER (P.). — Sexual dimorphism in the skeletal elements of the gonopodial suspensoria in Xiphophorin fishes. *Zoologica*, N. Y., 1945, 30, 57-72.
55. GRASSE (P.P.). — *Traité de zoologie*, Tome XIII, 1, 2, 3, Masson Ed., 1958.
56. GROSSO (L.L.). — The effect of thiourea, administered by immersion of the maternal organism, on the embryos of *Lebistes reticulatus* with notes on the adulte gonadal changes. *Biol. Bull.*, Woods Hole, 1961, 121, 481-496.
57. GUNTHER (A.). — Catalogue of fishes. Catalogue of the fishes in the collection of the British Museum, 1866, 6, 299-356.
58. GUNTHER (H.). — Results of feeding thyroid glands of various types of vertebrates to tadpoles. *Physiol. Zool.*, 1932, 5, 97-430.
59. HAMON (M.). — Action des hormones sexuelles de synthèse sur la morphologie externe de *Gambusia holbrooki*. *Bull. Soc. Hist. Nat.*, 1946, 37, 122-141.
60. HELDEN (A.B.). — Preliminary observations on the effects of temperature and light upon reproduction in *Gambusia affinis*. *Zoologica*, 1951, 148-152.
61. HOPPER (A.F.). — The early embryology of *Platypæcilus maculatus*. *Zoologica*, 1943, 218-224.
62. HOPPER (A.F.). — Growth and maturation response of *Lebistes reticulatus* to treatment with mammalian thyroid and thiouracil. *J. Exper. Zool.*, U.S.A., 1952, 119, 105-109.
63. HUBBS (C.L.). — Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of the water during the development. *Am. Nat.*, 1922, 56, 360-372.
64. HUBBS (C.L.). — Studies of the fishes of the order cyprinodontes. Miscellaneous Publications of U. of Michigan, 1926, 16, (Detroit).
65. HUBBS (C.L.) and HUBBS (L.C.). — Experimental verification of natural hybridization between distinct genera of sunfishes. *Pap. Mich. Ac. Sc.*, 1932, vol. 15, 427-437.
66. HUBBS (C.L.) and HUBBS (L.C.). — Apparent parthenogenesis in nature, in a form of Fish of hybrid origin. *Science*, 1932, vol. 76, 628-630.

67. HUBBS (C.L.) and HUBBS (L.C.). — The insereased growth, predominance maleness and apparent infertility of hybrid sunfishes. *Pap. Mich. Ac. Sc. Am. Arbor*, 1933, 613-641.
68. HUBBS (C.L.) et TURNER (C.L.). — Studies of the fishes of the order Cyprinodontes, XVI : A revision of the goodeidæ. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ.*, Michigan, 1939, 42, 80 p.
69. HUBBS (C.L.). — Population analysis of a hybrid swaren between *Gambusia affinis* and *Gambusia heterochir*. *Evolution*, 1959, 13, 236-246.
70. HUBBS (C.) and DREWRY (G.E.). — Survival of F 1 hybrids between cyprinodont fishes, with a discussion of the correlation between hybridization and phylogenetic relationship. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ.*, Texas, 1960, 6, 81-91.
71. HUBBS (C.) et DELCO (E.A.). — Mate preference in males of four species of Gambussina fishes. *Evolution*, 1960, 14, 145-152.
72. IRIKI (1932). — Cité par MATTHEY, 1949.
73. JASKI (C.J.). — Ein œstruszyklus bei *Lebistes reticulatus*. *Proc. K. Ak. Wet.*, 1939, 42, 201-207.
74. KARBE (L.). — Cytologische Untersuchung der sterilitätserscheinungen bei anatolischen Zahnkarpfen. *Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst.*, 59, 73-104.
75. KIRSCH (B.). — Untersuchungen über die Funktion des Interrenalorgans der Selachier. *Pflugers Arch.*, 1928, 212, 426-461.
76. KOSSWIG (C.). — 1932-1937, Cité par MATTHEY, 1949.
77. KULKARNI (C.V.). — On the systematic position, structural modifications, bionomics and development of a remarkable new family of Cyprinodont fishes from the province of Bombay. *Rec. Ind. Mus.*, 1940, 42, 379-423.
78. MAC CORMICK (N.A.) and MAC LEOD (J.J.R.). — The effect on the blood sugar fish of various conditions including removal of the principal islets (isletectomy). *Proc. Roy. Soc.*, London, B, 1925, 98, 1-29.

79. MAC CORMICK (N.A.) and MAC LEOD (J.J.R.). — The distribution and structure of the islands of Langerhans in certain fresh water and marine fishes. *Trans. R. Soc., Canada*, 1926, 15, 295-307.
80. MAC INTYRE (P.A.). — Spontaneous sex reversals of genotypic males in the platyfish (*X. maculatus*). *Genetics*, 1961, 46, 575-580.
81. MAC INTYRE (P.A.). — Crossing over within the macromelanophore gene in the platyfish, *X. maculatus*. *Amer. Nat.*, 1961, 95, 323-324.
82. MATTHEY (R.). — Les chromosomes des vertébrés, Lib. de l'Université S. Rougé Ed., Lausanne, 1949, 356 p.
83. MATTHEWS (S.A.). — Gonadal stimulation in sexually immature *Fundulus* by implantation of adult hypophysis. *Anatomical Rec.*, 1939, 75, suppl. 1, 55.
84. MATTHEWS (S.A.) et SMITH (D.G.). — Concentration of radioactive iodine by the thyroid gland of the Parrot Fish. *Amer. J. Physiol.*, 1948, 153, 222-225.
85. MOHSEN (T.). — Résistance et adaptation de *Lebistes reticulatus* en des milieux de salinité élevée. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, 1961, 155, 580-582.
86. MOHSEN (T.). — Sur les variations de structures au niveau du système suspensorial du gonopode dans les différentes souches de *Lebistes reticulatus*. *R. C.R. Soc. Biol.*, Paris, 1961, 155, 399-401.
87. OZTAN (N.). — The effects of gonadotropic and steroid hormones on the gonads of sterile hybrid fishes. *Rev. Fac. Sci. Istamboul Univ.*, 1961, 25 B, 27-47.
88. PATANE (L.). — L'azione del metilthiourcile sull' accrescimento somatico di *Gambusia holbrooki*. *Gr. Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, 1950, 25, 1509-1510.
89. PELLEGRIN (Dr J.). — La poecille de Saint-Domingue. *Rev. Hist. Nat. Appliquée*, 1921, 2.
90. PHILIPPI (E.). — Spermatophoren bei Fischers. *Vehr. Deutsch Zool. Ges.*, 1907, XVII, 105-108.
91. PHILIPPI (E.). — Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleostier Glaridichthys in ihrem Einfluss auf Lebensweise, makroskopische und mikroskopische Anatomie. *Zool. Jahrb. (Anat.)* 1908, 27, 94 p.
92. PICKFORD (G.) and ATZ (J.W.). — The physiology of pituitary gland of fishes. *New York Zoological society*, N. Y., 1957.

93. PITKOW (R.B.). — Cold death in the guppy. *Biol. Bull. Woods Hole*, 1960, 119, 231-245.
94. PITOTTI (M.). — Interrene, surreni, maturita sessuale e gestazione nei Selaci. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 1938, 17, 20-33.
95. PONSE (K.). — La différenciation du sexe et l'intersexualité chez les vertébrés. *Lausanne*, 1949, 366 p.
96. PORTE (A.) et FOLLENIUS (E.). — La spermiogenèse chez *Lebistes reticulatus* au microscope électronique. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1960, 85, 82-89.
97. PURSER (G.L.). — Reproduction in *Lebistes reticulatus*. *Quart. J. Mic. Sc.*, 1938, 81, 150-158.

98. REGAN (C.T.). — A revision of the cyprinodonte fishes of subfamily Poeciliinæ. *Proc. Zool. Soc.*, London, 1913, 977-1018.
99. REGAN (J.D.). — Melanism in the poeciliid fish, *Gambusia affinis*. *Amer. Midl. Nat.*, 1961, 65, 139-143.
100. REGNIER (M.Th.). — Action androgène de la prégéninone sur les caractères sexuels secondaires de *Lebistes reticulatus*. *C. R. Acad. Sci.*, 1941, 213, 537-538.
101. REGNIER (M.Th.). — Masculinisation des femelles de *Lebistes reticulatus* sous l'influence de la prégéninone. *C. R. Soc. Biol.*, 1942, 136, 202-203.
102. REGNIER (M.Th.). — Contribution à l'étude de la sexualité des cyprinodontes vivipares. *Bull. Biol.*, France et Belgique, 1938, 72, 385-493.
103. RIMBAUT (G.) et MATHIS (M.). — Utilisation de *Lebistes reticulatus* pour la lutte biologique contre les larves d'anophèles à Dakar. *Bull. Soc. Pathol. Exo.*, 1935, 7, 575-577.
104. ROSEN (D.E.), et GORDON (M.). — Functional anatomy and evolution of male genitalia in Poeciliid fishes. *Zoologica*, N. Y., 1953, 38, 1, 1-49.
105. ROSEN (D.E.) et TUCKER (A.). — Evolution of secondary sexual characters and sexual behavior patterns in a family of viviparous fishes. *Copeia*, 1961, 201-212.

106. SCHLOSBERG (M.), DUNCAN (M.C.) and DAITCH (B.H.). — Mating behaviour of two live-bearing fish, *X. helleri* and *P. maculatus*. *Physiol. Zool.*, 1949, 22, 148-161.

107. SCHMIDT (J.). — Animal fluctuations of racial characters in *Zoarces viviparus* L. *C. R. Trav. Lab.*, Carlsberg, 1917, 14, 1-24.
108. SCHNEIDER. — 1801, Bloch's Syst. Ichth., p. 452.
109. SCHULTZ (R.J.). — Reproductive mechanism of unisexual and bisexual strains of the viviparous fish *Poeciliopsis*. *Evolution*, 15, 302-325.
110. SCRIMSHAW (N.S.). — Embryonic growth in the viviparous poeciliid fish, *Heterandria formosa*. *Biol. Bull.*, 1944, 87, 37-51.
111. SCRIMSHAW (N.S.). — Embryonic development in poeciliid fishes. *Biol. Bull.*, Woods Hole, 1945, 88, 233-246.
112. SEMBRAT (K.). — The influence of fish thyroid transplants on the metamorphosis of *Rana temporaria* larvæ and on their thyroid and thymus gland. Experiments with the thyroid gland of selachians and teleosts. *Bull. Acad. Polonaise Sci.*, 1927, B 7, 461-488.
113. SHARMA (G.P.). — and others. Chromosome number and meiosis in three species of fishes. *Res. Bull. Panjab Univ. N. S. Sc.*, 1960, 11, 99-103.
114. SMITH (D.C.), SLADEK (S.A.) and KELLNER (A.W.). — The effect of mammalian thyroid extract on the growth rate and sexual differentiation in the fish *Lebistes reticulatus* treated with thiourea. *Physiol. Zool.*, 1953, 26, 177-184.
115. STOLK (A.). — Pathological parthenogenesis in a viviparous toothcarp. *Nature*, Lond., 1961, 191, 507.
116. STOLK (A.). — Masculinisation and tumour inducing activity of pregeninolone in the female gonads of the viviparous toothcarp, X. h. *Experientia*, 1961, 17, 552.
117. STOLK (A.). — Role of cellular division in gastrulation of the viviparous toothcarp, X. h. *Nature*, Lond., 1961, 192, 374.
118. TAVOGLA (W.N.) et RUGH (R.). — Development of the platyfish, *Platypoecilius maculatus*. *Zoologica*, 1947, 32, 1-15.
119. TAVOGLA (M.C.). — Differential effects of œstradiol, œstradiol benzoate and pregneninolone on *Platy-poecilius maculatus*. *Zoologica*, 1949, 34, 215-237.
120. TURNER (C.L.). — Reproductive cycles and superfetation in poeciliid fishes. *Biol. Bull.*, 1937, 72, 145-164.

121. TURNER (C.L.). — Superfetation in viviparous Cyprinodont fishes. *Zoologica*, 1940, 88-91.
122. TURNER (C.L.). — Pseudoamnion, pseudochorion, follicular pseudoplacenta in poeciliid fishes. *Journ. of Morph.*, 1940, 67, 59-89.
123. TURNER (C.L.). — Morphogenesis of the gonopodial suspensorium in *Gambusia affinis* and the induction of male suspensorial characters in the female by androgenic hormones. *J. Exp. Zool.*, Baltimore, 1942, 91, 167-186.
124. TURNER (C.L.). — Viviparity in teleost fishes. *Sc. Month.*, 1947, 65, 508.
125. TURNER (C.L.). — The effects of steroid hormones on the development of some secondary sexual characters in cyprinodont fishes. *Trans. Amer. Micr. Soc.*, 1960, 79, 320-333.

126. VEIL (C.). — Sur le mécanisme du changement de couleur chez les poissons. *J. de Physiol. et Pathol. Gén.*, 1939, 37, n° 3, 913-924.
127. VIVIEN (J.M.). — Contribution à l'étude de la physiologie hypophysaire dans ses relations avec l'appareil génital. *Bull. Biol.*, France et Belgique, 1941, 75, 257-309.
128. VIVIEN (J.M.). — Contribution à l'étude de la physiologie hypophysaire dans ses rapports avec l'appareil génital, la thyroïde et les corps interrénaux des sélaciens et des téléostéens. *Bull. Biol.*, France et Belgique, 1941, 75, 257-309.
129. VIVIEN (J.M.). — Essai d'interprétation du mode d'action du phosphore radioactif sur le complexe hypophyso-génital des cyprinodontes. *C. R. Soc. Biol.*, Paris, 1953, 147, 1459-1464.

130. WICKBOM (T.). — The sex chromosomes of cyprinodontidæ and of teleosts in general with a list of new chromosome numbers in cyprinodontidæ, *Ark. Zool.*, 1941, 33 B.
131. WICKBOM (T.). — Cytological studies in the family cyprinodontidæ, 1943, *Hereditas*, 29.
132. WINGE (O.). — One. Sided masculine and sex-linked inheritance in *Lebistes reticulatus*. *J. of Genetics*, 1922, XII, 145.

133. WINGE (O.). — A peculiar mode of inheritance and its cytological explanation. *J. of Genetics*, 1922, *XII*, 137.
134. WINGE (O.). — Crossing over between the X and Y chromosome in *Lebistes*. *J. of Genetics*, 1923, *XIII*, 201.
135. WINGE (O.). — The location of eighteen genes in *Lebistes reticulatus*. *J. of Genetics*, 1927, 18.
136. WINGE (O.). — The experimental alteration of sex-chromosomes into autosomes and vice versa as illustrated by *Lebistes*. *C. R. Trav. Lab.*, Carlsberg, 1934, 21, 49 p.
137. ZANDER (C.D.). — Künstliche Befruchtung bei lebendgebärenden *Zahiskar*. *Zool. Anz.*, 1961, 166, 81-87.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	11
<i>Première Partie : Zoologie</i>	13
I) Systématique	13
II) Morphologie externe	21
<i>Deuxième Partie : Biologie générale</i>	25
I) Ecologie	25
II) Alimentation	26
III) Croissance et prolificité	27
IV) Condition d'élevage en captivité	28
<i>Troisième Partie : Endocrinologie</i>	33
I) La thyroïde	33
II) Les formations post-branchiales	35
III) Système chromaffine	35
IV) Les corps interrénaux	36
V) Les corpuscules de Stannius	37
VI) Le pancréas endocrine	37
VII) L'épiphyse	37
VIII) Le système hypophysaire	38
IX) Les hormones sexuelles	41

<i>Quatrième Partie : Reproduction</i>	43
I) Adaptation morphologique à la viviparité	43
A) L'appareil génital mâle	43
B) L'appareil génital de la femelle	44
II) Adaptation fonctionnelle à la viviparité	47
A) Le coût	47
B) La fécondation	48
C) La gestation	49
D) La parturition	52
<i>Cinquième Partie : Génétique</i>	53
I) Génétique mendélienne	53
II) Caractères liés et crossing over	55
III) Déterminisme génétique du sexe	55
IV) Caractères liés au sexe	57
V) Caryotypes	57
VI) Hybridation	58
CONCLUSIONS	61
BIBLIOGRAPHIE	63

